NOVA ACTA.

Abh. der Kaiserl. Leop.-Carol. Deutschen Akademie der Naturforscher

Band LXIX. Nr. 2.

Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (Chalicodoma muraria, Fabr.) im Ei

von

Dr. Justus Carrière,
weil. a. o. Professor in Strassburg i. E.

herausgegeben und vollendet

von

Prof. Dr. Otto Bürger,
Privatdozenten in Göttingen.

Mit 13 Tafeln Nr. XIII—XXV.

HALLE.
1897.
Druck von Ehrhardt Karras, Halle a. S.

Für die Akademie in Commission bei Wilh. Engelmann in Leipzig.

UNIVERSITY OF ILLINOIS
LIBRARY

Class Book Volume

Q.595.79 C23

Ja 09-20M

Return this book on or before the
Latest Date stamped below.

University of Illinois Library

DEC 27 1955

L161—H41

NOVA ACTA.

Abh. der Kaiserl. Leop.-Carol. Deutschen Akademie der Naturforscher

Band LXIX. Nr. 2.

530
F
uof

Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (Chalicodoma muraria, Fabr.) im Ei

von

Dr. Justus Carrière,

weil. a. o. Professor in Strassburg i. E.

herausgegeben und vollendet

von

Prof. Dr. Otto Bürger,

Privatdozenten in Göttingen.

Mit 13 Tafeln Nr. XIII—XXV.

Eingegangen bei der Akademie am 3. August 1896.

HALLE.

1897.

Druck von Ehrhardt Karras, Halle a. S.

Für die Akademie in Commission bei Wilh. Engelmann in Leipzig.

55579
gCa3

Inhalt.

Seite

Vorwort 259

I. Theil.

Capitel I.

Lebensweise und Nestbau 263

Capitel II.

Das Ei 272

Capitel III.

Eitheilung und Blastodermbildung 274

a) Geschichtliches 274

b) Beobachtungen an *Chalicodoma* 276

Dotterzellen, Vitellophagen 279

Bemerkungen zur Eitheilung und Blastodermbildung 280

Capitel IV.

Ectoderm, Mesodermkeim und Mitteldarmkeim 284

a) Geschichtliches 284

b) Beobachtungen an *Chalicodoma* 291

1. Die Bildung der Mittelplatte und des Mesodermkeimes 291

2. Die Bildung des vorderen und hinteren Entodermkeimes 293

3. Entwicklungsstadien oder Perioden bei *Chalicodoma* 299

4. Die Vereinigung des Ectoderms auf der Bauchseite, die gleichzeitigen Bewegungserscheinungen an der Oberfläche, sowie in den Mesoderm- und Entodermkeimen 300

Anlage der Spinndrüse 304

Anlage der Mesodermröhren 310

Anlage der Geschlechtsorgane 311

c) Bemerkungen über die Bildung des Mesoderms und Entoderms bei anderen Insecten 313

II. Theil.

Capitel V.

Segmentirung 329

1. Rumpf 329

149076

QL1055

pag.
a) Beobachtungen bei *Chalicodoma* 329
b) Geschichtliches 331
2. Kopf 331
a) Beobachtungen bei *Chalicodoma* 331
b) Geschichtliches 333

Capitel VI.
Extremitäten 335
a) Geschichtliches 335
b) Beobachtungen bei *Chalicodoma* 336
Antenne 336
Kiefer 337
Beine 339
Imaginalscheiben 340

Capitel VII.
Oberlippe 340
a) Geschichtliches 340
b) Beobachtungen bei *Chalicodoma* 341

Capitel VIII.
Stigmen, Tracheen, Spinndrüsen, Tentorium und *Flexor mandibulae* 342
a) Beobachtungen an *Chalicodoma* 342
b) Geschichtliches 348

Capitel IX.
Vorderdarm, Enddarm und Malpighische Gefässe, Mitteldarm . . . 350
a) Beobachtungen bei *Chalicodoma* 350
1. Vorderdarm 350
2. Enddarm und Malpighische Gefässe 352
3. Mitteldarm 354
Vereinigung der verschiedenen Darmabschnitte 356
Dotterzellen 358
b) Geschichtliches 359

Capitel X.
Nervensystem 363
a) Geschichtliches (Bauchmark und Gehirn) 363
b) Beobachtungen bei *Chalicodoma* 367
1. Bauchmark 367
2. Gehirn 372
3. Schlundnervensystem 374
a) Geschichtliches 374
b) Beobachtungen bei *Chalicodoma* 374
Die „Ganglia allata“ 375

Capitel XI.
Coelom, definitive Leibeshöhle, Muskulatur, Fettkörper, Rückengefäss 377

a) Rumpfmesoderm 377
1. Coelom 377
2. Definitive Leibeshöhle 381
3. Weitere Entwicklung der definitiven Leibeshöhle, Muskulatur, Fettkörper 388
4. Rückengefäss 391
b) Kopfmesoderm 392
Coelom. Aorta 392
Capitel XII.
Geschlechtsorgane 394
Geschlechtsdrüsen 394
Ausführende Gänge 396
Capitel XIII.
Embryonalhülle 396
Litteratur 398

Vorwort.

Im Frühling 1894 wurde mir von Herrn Professor Goette in Strassburg das Anerbieten gemacht, ein nachgelassenes Werk — die Entwicklung der Mauerbiene im Ei — des 1893 zu Strassburg verstorbenen Zoologen Professor Dr. J. Carrière auf Wunsch der Hinterbliebenen zu vollenden.

Es galt vor allem das Missverhältniss auszugleichen, welches zwischen dem von Carrière hinterlassenem Text und der sehr grossen Anzahl von Abbildungen bestand. Während ersterer im Wesentlichen nur die Entwicklung der Keimblätter brachte, führten die Figuren und zwar besonders die der Totalpräparate weit in die Organogenie hinein.

Ich nahm das Anerbieten gern an. Einmal würde es mich im Interesse der Wissenschaft geschmerzt haben, wenn ihr so viel Mühe und Arbeit verloren gehen sollte, wie ich dem mir vorliegenden Fragmente durch Carrière geopfert sah, sodann reizte es mich, in ein neues mir bisher aus eigener Anschauung fremdes Forschungsgebiet einzudringen.

Die von mir nunmehr vollendete Arbeit bildet den 2. Theil dieses Werkes nebst den Tafeln 10—13. Sie stützt sich auf das von Carrière gesammelte reiche Material, welches bereits ganz und gar zu gefärbten Totalpräparaten und Schnittserien verarbeitet war.

Da die von Carrière angefertigten Schnittserien aus verschiedenen Gründen für das Studium späterer Entwicklungsstadien nicht ausreichten, so habe ich noch viele herstellen müssen, wozu ich nun leider von den Totalpräparaten nehmen musste, da mir anderes Material fehlte und auch nicht mehr zu beschaffen war.

Aus Carrière's Feder stammt der 1. Theil, und von ihm sind mir die Fig. der Taf. 1—9 überkommen. Dieser Theil ist von mir druckfertig gemacht worden, indessen sonst unverändert gelassen. Ich darf hier übrigens versichern, dass ich mich mit Carrière's Resultaten im vollen Einklang befinde, denn ich habe alle einschlägigen Präparate geprüft.

Bei der Abfassung des 2. Theiles haben mich Carrière's Skizzen, Notizen und Protocolle, die er zu einer Reihe von Schnittserien angefertigt hatte, ausserordentlich unterstützt.

Ueberhaupt haben mir der Fleiss und die peinliche Genauigkeit Carrière's, welche überall aus seinen Studien und Entwürfen zu dem vorliegenden Werke hervorleuchten, die grösste Bewunderung abgerungen und mich noch tiefer das tragische Schicksal empfinden lassen, das diesen Forscher ereilte, indem es ihn von einer jahrelangen, endlich ihrer Vollendung entgegen gehenden Arbeit riss.

Göttingen, im Juni 1896.

Otto Bürger.

I. Theil.

Lebensweise — Nestbau — Ei — Eitheilung — Blastodermbildung — Entwicklung der Keimblätter — erste Differenzirung des Mesoderms — Anlage der Spinndrüse und Genitalorgane

von

Justus Carrière.

Capitel I.

Lebensweise und Nestbau.

Nur an sehr wenigen bevorzugten Orten dürfte es möglich sein, das Leben von *Chalicodoma muraria* anhaltend so genau zu beobachten, als es mir in Strassburg i. E. mehrere Jahre hindurch gelang. Es wird deshalb nicht unwillkommen sein, wenn ich einiges daraus hier mittheile, auch auf die Gefahr hin, manchem Bekanntes zu bringen.

Von den einheimischen Bienen ist es allein die Honigbiene, welche in Schwärme oder Völker (Familien) geschaart in den aufeinanderfolgenden Geschlechtern derselben wie andere Herdenthiere eine ununterbrochene Lebensdauer geniesst. Unsere anderen Bienen sind kurz- und einzellebig, nur bei den Hummeln wird die Familienmutter in ihrer Thätigkeit durch die heranwachsenden Töchter unterstützt — aber nicht sie selbst, nur ihre zuletztgeborenen Töchter erleben den folgenden Frühling, als Reste der ausgestorbenen Colonie versteckt überwinternd. Den zahlreichen anderen Bienenarten, welche unsere Gärten, Wiesen und Wälder beleben, ist die Dauer ihres Daseins viel kürzer bemessen, und das Weibchen leistet die grosse ihm auferlegte Arbeit allein, es bekommt seine Nachkommen nicht zu Gesicht, wie es auch seine Mutter nicht gekannt hat.

Nicht die grösste — denn die Holzbiene (*Xylocopa violacea*) und die allerdings nur bis ins Elsass von Süden her vordringende *Anthophora personata* übertreffen sie darin — aber gleich an diese sich anreihend ist *Chalicodoma muraria* die schönste unserer Bienen. Sie gehört der durch ihre vielseitige Baukunst ausgezeichneten Gruppe der Bauchsammler an, jener Bienen, bei welchen die zu einer dichten Bürste entwickelten Haare der

Unterseite des Hinterleibes zum Sammeln und Uebertragen des Blüthenstaubes dienen.

Das Weibchen, mit Ausnahme der rostrothen Sammelbürste ganz in schwarzen Sammt gekleidet, die schwärzlichen Flügel mit schön violettem Schimmer, erreicht eine Grösse von 15—20 mm, das kleinere und schlankere Männchen, 11—16 mm lang, mit leicht bräunlichen, wasserhellen Flügeln, ist in braungelben oder röthlich glänzenden Pelz gehüllt, der nur am Ende des Hinterleibes, vom 4. Ringe an, schwärzlich gefärbt ist.

Ende April oder Anfang Mai, je nach der äusseren Wärme, erscheinen zuerst die Männchen, einige Tage später die Weibchen, an Blüthen fliegend, sich kräftigend und begattend. Abends verkriechen sie sich — oft mehrere zusammen — in Spalten der von ihnen bewohnten Mauer, aus denen sie nach den kühlen Nächten des Frühlings erst spät am anderen Morgen durch die warmen Sonnenstrahlen hervorgelockt werden.

Die Männchen sterben bald nachdem sie ihre Pflicht den Weibchen gegenüber erfüllt haben; für die Weibchen beginnt Anfang oder Ende Mai die mit so grosser Energie betriebene Bauthätigkeit.

Hier in Strassburg nisteten die Thiere an einer hohen, nach Osten gelegenen, alten Festungsmauer innerhalb der neuen Umwallung neben der Citadelle; seit 1891 ist sie niedergelegt, um neuen Gebäuden Platz zu machen. Als ich die Colonie im Jahre 1886 entdeckte — das Betreten dieser dicht neben den neuen gelegenen alten Werke war der grossen Menge nicht gestattet — hatte sie offenbar viele Jahre ungestört gelebt. Die Wand war von oben bis nahe zur Erde mit alten (verlassenen) und frischen Nestern bedeckt, viele in bequemer Gesichtshöhe. Die Bienen flogen und bauten noch eifrig, die Nester waren aber nahezu vollendet. Erst im folgenden Jahre konnte ich die Beobachtungen über den Bau machen, in den Jahren 1888—89 sammelte ich die Eier, welche das Material zu dieser Untersuchung lieferten. Dann genügte ein nasskaltes Frühjahr und die nicht mehr durch militärisches Verbot abgehaltene Sammelwuth einiger Entomologen, um die Colonie zu vernichten, ehe noch die Mauer fiel.

Wenn ich an Hut und Anzug die hellen Farben vermied und mich ruhig hielt, konnte ich den Nestbau aus nächster Nähe stundenlang beobachten, ohne dass die Thiere sich stören liessen.

Die erste Zelle wird möglichst in einer Vertiefung, ungern auf der glatten Oberfläche der Quadersteine angelegt, nie auf dem Cementmörtel der Mauerfugen. Als Baustoff dient zunächst ein aus sehr feinem Sande bereiteter Kitt, der in dünner gleichmässiger Lage auf den Stein aufgetragen wird und mit welchem die Biene später auch die Innenseite der Zelle, deren Rückwand der Stein bildet, ausstreicht. Bei dem weiteren Bau kommen gröberer Sand, später auch kleine Steinchen zur Verwendung. Der zwischen Kopf und Vorderfüssen eingeklemmt herangetragene Baustoff wird mit Drüsensekret (Speichel) durchknetet und in Form beiderseits zugespitzter, ungefähr 6 mm langer, in der Mitte 2 mm dicker Wülste aufgetragen. Nach aussen stehen die Wülste vor, auf der Innenseite werden sie sorgfältig geglättet.

So wird zunächst eine Zelle an den Stein gebaut. Immer sind die Zellen an der Basis am breitesten und verengen sich etwas nach der, einen kurzen cylindrischen Hals bildenden, Mündung zu. Neben die erste Zelle wird eine zweite und dritte, wo es der Raum gestattet, unter die erste Reihe eine zweite gebaut, die einspringenden Winkel zwischen den Zellen werden häufig durch eine äussere Lage von Zellen ausgefüllt; ist es noch Zeit, dann werden auch noch einzelne Zellen wagerecht am Unterrande des Nestes angesetzt. Doch nie ist das ganze Nest als „Rohbau" sichtbar; kaum sind die ersten Zellen soweit wie oben geschildert vollendet, so beginnt auch schon die Arbeit des Verkleidens. Mit einem Mörtel aus kleineren und grösseren Sandkörnern und Steinchen bis zu 2 mm Durchmesser werden die Zellen überdeckt, so dass das Nest eine nach allen Seiten gleichmässig abfallende, gewölbte Oberfläche erhält, und zuletzt diese Decke mit einer Schicht ganz feinen Cementes geglättet und einigermaassen wasserdicht gemacht.

Nun ist das fertige Nest, obwohl von grauer Farbe auf einer Mauer von rothem Sandsteine erbaut, nur für den geübten Blick kenntlich, weil es in der Farbe ganz zu dem Cementmörtel in den Steinfugen stimmt. Doch liegt dem Thiere eine Absicht, sein Nest zu verstecken, fern; vor wem auch? Wo die *Chalicodoma* nistet, kommen Menschen nur selten hin — und ihre thierischen Feinde, die Schmarotzer wie *Stelis* und *Monodontomerus* wissen die Nester, wie ich oft genug gesehen habe, leider nur zu gut zu

finden. Die Schutzfärbung ist eine rein zufällige, indem die Thiere mit den Stoffen bauen, welche sie in der Nachbarschaft finden, und dadurch werden die Nester vielfach der Umgebung ähnlich, ob sie nun an der Wand eines Steinbruches oder an einer Mauer angebracht sind. Es hat aber hier in Strassburg *Chalicodoma* aus dem gleichen graugelben Sande auch Nester an die durchsichtige Glasscheibe eines Treibhauses (von Professor Goette) gebaut, die ihr die gesuchte sonnige und sorgenfreie Lage, jedoch keine Schutzfärbung bot.

Der Bau schreitet aber nicht ohne Unterbrechung voran; sowie eine Zelle fertig und innen geglättet ist, beginnt das Eintragen von Futterbrei in dieselbe, der aus einer Mischung von sehr viel Pollen mit etwas Nectar besteht. Die mit Pollen beladene Biene fliegt an, revidirt erst vorsichtig das Nest, steckt dann den Hinterleib in die Zelle, an deren Rand sie sich mit den Vorderfüssen festhält; mit den Hinterfüssen streift sie dann den Pollen von der Sammelbürste ab, welcher in kleinen Klümpchen auf den Boden der Zelle fällt. Dann schlüpft sie heraus, dreht sich auf dem Rande der Zelle um, steckt den Kopf in dieselbe und lässt einen Tropfen Nectar hineinfallen. Sehr schnell verwandelt sich diese Mischung in eine gleichartige, durchscheinende, braune, syrupartige Masse, in welcher auch mit der Lupe keine Pollenkörner wahrgenommen werden können — sie sind durchsichtig geworden. Hieraus stammt die irrthümliche Ansicht, dass die *Chalicodoma* abweichend von den anderen solitären Bienen reinen Honig producire. Sowie man aber den Futterbrei mit Wasser verdünnt, fallen die Pollenkörner als dicker gelber Niederschlag heraus.

Ist der 7—10 mm weite Raum ungefähr 10 mm hoch gefüllt, so legt die Biene ein Ei darauf und verschliesst dann die Zelle mit einem sehr feinkörnigen, ungefähr 5 mm dicken Mörtelpfropfen.

Die Zeit, während der *Chalicodoma* das dazu nöthige Material herbeibringt, benützt eine kleine Schmarotzerbiene, *Stelis nasuta*, um schnell ihre 8 kleinen Eier zierlich in zwei Reihen neben das *Chalicodoma*-Ei zu legen; dann flieht sie, ehe die *Chalicodoma* zurückkehrt. Verspätet sie sich, indem sie mit einer Flügelspitze oder einem Fusse an dem zähen Futterbrei hängen bleibt, so wird sie, wie ich einmal beobachtete, mit eingemauert — wie gerne würde ich sagen „zur Strafe“ oder „aus Rache“. Aber ich glaube,

dass die *Chalicodoma*, welche zum Schutze ihrer Brut mit viel Kunst, Kraft und Fleiss eine steinerne Burg erbaute, den Feind gar nicht als solchen erkennt.

Eine ganz gleiche und gleich verderbliche Unkenntniss beobachteten Friese und ich vielfach bei einer anderen kurz- und einzellebigen Biene, *Andrena ovina*. An deren zahlreichen Bauten flog zwischen den Bienen die bei ihnen schmarotzende *Nomada*, an Farbe und Form von ihnen auffallend verschieden, und kroch ungestört mit den Bienen in deren Nester ein. Fand eine Biene ihren Bau durch eine *Nomada* besetzt, dann kam sie zurück, liess den Fremdling ruhig heraus und betrat dann ohne Argwohn ihren Gang. Ein ähnliches Verhalten zeigt *Anthophora personata*, so zahlreich an den Lösswänden des Unterelsass bauend. Nachdem sie wochenlang den Larven von Schmarotzerkäfern, *Sitaris* oder *Meloe*, als Reitpferd gedient, legt sie ihr Ei ab und schliesst dann ihre Zelle mit einem äusserst künstlich angefertigten Deckel — ohne vorher einen Blick hinein zu werfen. Dieser würde ihr neben ihrem Ei den Räuber zeigen, der bei der Ablage desselben von ihrem Rücken in die Zelle sprang oder kletterte und nun zunächst das Ei, dann den Futtervorrath auffrisst. Auffallend ist in allen diesen Fällen, dass die Bienen sich gar nicht um das kümmern, was sie unter Umständen mit ihrem Ei zusammen einschliessen: wenn sie diese Fremdkörper bemerkten oder als etwas Ungehöriges oder Schädliches erkennen würden, wäre die Entfernung derselben eine Kleinigkeit für sie.

Der Beobachter fühlt bei diesem Treiben eine gewisse Befriedigung, wenn er sieht, wie zuweilen ein Räuber den andern oder sich selbst betrügt, wenn z. B., wie Friese und ich sahen, eine *Sitaris*-Larve irrthümlich statt auf *Anthophora* auf eine bei dieser schmarotzende Biene, *Melecta*, klettert. Geht die Larve dann mit dem Ei der *Melecta* in die Zelle von *Anthophora*, so entwickelt sich ein Verhältniss, welches keinem der Betheiligten angenehm sein kann. — Auch geselligen Bienen, die aber keinen dauernden Stock bilden, fehlt die so wichtige Erkenntniss von dem Wesen der in ihren Bau eindringenden Insecten. In grosser Menge schmarotzt die Fliege *Volucella* bei den Hummeln, deren Weibchen seine Eier an den für die Hummellarven gesammelten Futtervorrath legt: das Weibchen von *Volucella* ist in keiner Weise Hummel-ähnlich, das Männchen, welches nicht in irgend nähere

Berührung mit den Hummeln kommt, ist nur für ein geübtes Auge im Freien von einer Hummel zu unterscheiden. Auch eine schmarotzende Hummel, *Psithyrus*, steht in ganz freundschaftlichem Verhältniss zu den Hummelnestern, in denen sie aus- und einfliegt.

Nur von der Honigbiene, deren Stöcke einen dauernden Staat darstellen, bei denen sich also eine Tradition ausbilden kann, ist bekannt, dass sie eindringende Fremdlinge in jeder Weise unschädlich zu machen sucht.

Doch zurück zu dem Nestbau von *Chalicodoma*.[1]) Das ganze Nest, 4—11 Zellen[2]) enthaltend, wird in wenigen Wochen vollendet; gewöhnlich bauen die Bienen kleinere Nester von 4—6 Zellen, und nach dessen Vollendung bei günstiger Witterung ein neues. Je nach der Zeit des Anfanges endet die Bauthätigkeit Mitte Juni oder Juli, dauert also ungefähr 4—5 Wochen.

Nach Vollendung des Nestes und Ablage der geringen Anzahl von Eiern stirbt das Weibchen. In dieser kurzen Zeit von wenigen Wochen haben sich aus den zuerst gelegten Eiern die Larven schon vollkommen entwickelt. Die junge Larve schwimmt ebenso wie das Ei auf dem dickflüssigen Futterbrei, aber mit der Bauchseite nach unten, während sie bei dem Ei nach oben gerichtet ist. In dem Maasse, als die Larve den Vorrath in sich aufnimmt und dabei sehr schnell wächst, kommt sie dem Boden der Zelle näher bis sie denselben erreicht und ihn wie die Seitenwände von jeder Spur des Nahrungsmittels befreit. Nachdem sie so alles aufgezehrt und einige Zeit der Verdauung gewidmet hat, beginnt sie die Wand der Zelle mit einem sehr feinen, Firniss-artigen Ueberzug auszukleiden, an welchem sie ein die Zelle durchziehendes, lockeres Gewebe befestigt. Zu gleicher Zeit und während dieser Arbeit erfolgt die Entleerung der Excremente in Form einer grossen Menge kleiner, brauner, cylindrischer Körperchen von wenig über 1 mm Länge und 0,5 mm Breite gegen den

[1]) Erwähnen möchte ich hier noch, dass auch ein Vierfüssler sich bei *Chalicodoma* zu Gast läd; *Lacerta muralis*, die behende Mauereidechse, findet an dem süssen Futterbrei grossen Geschmack und ich habe oft gesehen, wie sie die kurze Abwesenheit der eintragenden Biene benutzte, um ihn aus den Zellen aufzulecken.

[2]) Ausser den mit Eiern belegten Zellen findet man in grossen Nestern fast regelmässig eine vollkommene leere und eine nur mit Futterbrei versehene, eilose Zelle.

Boden und die unteren Seitenwände der Zelle hin. Diese Excremente fangen sich meist in den Maschen des Gewebes und hängen dadurch grösstentheils äusserlich dem Cocon an. Für diesen, der fest, dünn und durchscheinend ist, dient das erwähnte lockere Gewebe als Grundlage, so dass er mittelst desselben an den Wänden der Zelle befestigt und in ihr aufgehangen ist. Zur Verfertigung des Cocons dienen nicht nur geformte Sekret- (Seiden-) Fäden, sondern auch ungeformter, flüssiger Spinnstoff, mit welchem die Zwischenräume des dichten Cocongewebes ausgefüllt werden. Die eingesponnene Larve liegt, indem ihre Gestalt der Form der Zelle entspricht, mit dem schlankeren Vorderende in dem schmalen Vordertheile, mit dem dickeren Hinterende in dem erweiterten Grunde der Zelle.

Das Larvenleben ist eine Unterbrechung der Embryonalentwicklung, welche dadurch bedingt ist, dass in dem Ei keine für die Entwicklung des ausgebildeten Insectes hinreichende Menge von Bildungsmaterial vorhanden ist. Die einzige Aufgabe und Thätigkeit der Larve besteht darin, dass sie Nahrung aufnimmt, verdaut und die daraus gewonnenen Stoffe aufspeichert. Nachdem das geschehen ist und das Thier sich eingesponnen hat, beginnt die Embryonalentwicklung wieder unter theilweiser Auflösung und Umwandlung provisorischer Larvenorgane.

Man hat die Zeit, zu welcher die Folgen der von nun an gleichmässig fortschreitenden Entwicklung nach aussen in Veränderungen einzelner Körpertheile sichtbar werden, der Körper aber im Allgemeinen noch die Larvengestalt besitzt, als Vorpuppenstadium bezeichnet im Gegensatz zu dem nach dem Abwerfen der Larvenhaut hervortretenden Zustand, den man Puppenstadium nennt. Doch giebt es von dieser Zeit an keine Pause in der Entwicklung, keine Grenze zwischen dem jungen, weissen und dem alten, ausgefärbten Imago. — Ungefähr 8 Tage nach dem Einspinnen kann man die kleinen Beinzäpfchen erkennen, nach 14 Tagen bis 3 Wochen ist die Grenze von Brust und Hinterleib deutlich, der Kopf ist aus der Kapsel des Larvenkopfes zurückgezogen und der ganze Kopf-Brustabschnitt liegt frei unter der Larvenhaut, die Beine sind länger geworden. Mitte August finden sich die ersten, aus der Larvenhaut geschlüpften Thiere (Puppen), bis Ende August sind in der Regel alle frei geworden. Während des Septembers machen sie die letzten Veränderungen durch (Chitinisirung, Auf-

treten und Verfärbung der Haare) und liegen Anfang October als vollkommen ausgebildete, flugfähige Thiere in den Cocons. Die ganze Entwicklung spielt sich also im Zeitraume von ungefähr fünf Monaten, Mai bis September, ab, wobei die letzten Eier zwar ungefähr 4 Wochen später gelegt werden als die ersten, sich aber bei der grösseren Wärme des Juni und Juli rascher entwickeln und so Ende August alle Thiere gleich ausgebildet erscheinen. Bestimmte Angaben über die Zeitdauer der einzelnen Abschnitte lassen sich nicht machen, da man nicht die Entwicklung eines bestimmten Individuums vom Ei an unter natürlichen Verhältnissen verfolgen kann. Doch nimmt die Entwicklung im Ei bei heisser Witterung kaum mehr als 14 Tage in Anspruch, der Ruhezustand als Larve dauert ungefähr 4 Wochen, der zweite Theil der Entwicklung 4—6 Wochen, das Reifen des Imago ungefähr ebensolang.

Die Thiere überwintern also ausgebildet; wenn sie im April ausschlüpfen, so setzt der Propf, mit dem die Zelle verschlossen ist, der Biene nur geringen Widerstand entgegen, denn der Hauptsache nach (mit Ausnahme der äussersten Schicht) besteht er aus feinem, nicht fest verkittetem Sande, der von den meiselförmigen Kiefern leicht zerbröckelt wird und sich dann auf dem Boden der verlassenen Zelle vorfindet.

An den leeren Nestern sieht man gewöhnlich weniger Oeffnungen als Zellen vorhanden sind; denn die Biene lässt womöglich die Zellen der unteren Reihen in die der oberen oder die inneren in die äusseren einmünden, auch z. B. zwei untere Zellen in den Boden einer oberen Zelle. Die Oeffnung wird in diesen Fällen nur mit einem dünnen Deckel geschlossen.

Aus meiner kurzen Schilderung des Lebens dieser Biene geht wohl hervor, dass sie das Interesse, welches schon Réaumur ihr zugewandt hatte, vollkommen verdient.

Es drängen sich mir im Anschluss an dieselbe noch einige Fragen auf, die ich wenigstens vorübergehend streifen möchte.

Finden wir bei den Jungen der Gesellschaftsbienen und Wespen immer wieder dieselben auffallenden Beweise von Kunstfertigkeit, so sind wir der Annahme geneigt, dass hier wie bei den höheren Thieren die Jungen von den Alten lernen. Sie sehen ja, sobald sie ausgeschlüpft sind,

wie alles gemacht wird und helfen an der Arbeit, ein Theil von ihnen bleibt am Leben und wird im folgenden Jahre Mutter und Lehrer einer neuen Generation. Aber bei den einsamen Bienen und Wespen, von denen wir eben in *Chalicodoma* eines der schönsten Beispiele kennen gelernt haben und die an Kunstfertigkeit den geselligen nicht nachstehen, liegt die Sache anders. Hier sind die einzelnen Generationen vollkommen getrennt, die Nachkommen können nichts von den Eltern lernen, da sie dieselben nie zu Gesicht bekommen. Eine Erziehung, ein Lernen oder Erwerben von Fähigkeiten durch Beispiel und Unterweisung, wie wir es z. B. bei den Vögeln beobachten, ist vollkommen ausgeschlossen. Die von der Mutter erworbene Geschicklichkeit, die genaue Kenntniss von der nothwendigen Menge des Futterbreies, von der dem Körper der erwachsenen Larve angepassten Gestalt der Zelle, welche nicht, wie in so vielen anderen Fällen, über den Körper der Biene geformt cylindrisch ist, der Verschluss der Zelle, die Verkleidung des ganzen Nestes, — alles das muss vererbt werden. Wir glauben heute daran, dass die Vererbung nicht durch unwägbare Stoffe bewirkt wird, sondern durch kleinste Theilchen des mütterlichen oder väterlichen Körpers, welche in das Ei mit aufgenommen werden. Wie ist nun eine Vererbung der eben genannten Kenntnisse möglich, wenn das Ei zu der Zeit, wo sie erworben oder zum ersten male ausgeübt werden konnten, schon ausgebildet ist, wenn sie zum Theil zum ersten mal ausgeübt werden, nachdem das Ei den mütterlichen Körper schon verlassen hat? Wie soll eine von der Mutter während des Nestbaues erworbene Eigenthümlichkeit auf die schon fertig ausgebildeten, legereifen Eier übergehen? Angenommen, das wäre bei den Eiern, die am spätesten zur Ablage kommen, möglich, so wären doch die ersten davon ausgenommen — doch davon bemerken wir nichts. Bei der geringen Anzahl von Eiern und der Menge von Feinden würde der längere Zeit fortgesetzte Ausschluss auch nur weniger Töchter einer Mutter — als geringer befähigt — die bedenklichsten Folgen für die Erhaltung der Art haben.[1])

Chalicodoma baut dabei nicht nach einem bestimmten, etwa von altersher überkommenen Schema, sondern ihre Nester werden bei aller Gleichheit in

[1]) Anm. d. Herausg.: vgl. A. Weismann, Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892. — Die Allmacht der Naturzüchtung, Jena 1893.

den Einzelheiten den örtlichen Verhältnissen auf das Beste angepasst, mit einem Worte zweckmässig ausgeführt. Man wird unter den vielen Nestern einer Wand kaum zwei antreffen, die nach Anordnung und Lage ihrer Zellen einander gleich sind.

Capitel II.

Das Ei.

Das Ei von *Chalicodoma muraria* ist ungefähr 3,5—4 mm lang, 0,75—1 mm dick, wasserhell und durchsichtig, seine Gestalt ist cylindrisch, sehr schwach nach einer Seite gekrümmt, an beiden Enden abgerundet. Die verschiedenen Seiten stehen derart in bestimmter Beziehung zu dem Embryo, dass auf der convexen Seite als der Bauchseite die Anlage desselben erfolgt, während die gegenüberliegende concave Seite die Rückenfläche bildet. Das Ei liegt regelmässig mit der concaven Seite auf dem Futterbrei, sodass der Embryo bis zum Verlassen des Eies seine Bauchseite nach oben, die Rückenweite nach unten kehrt; erst nach dem Ausschlüpfen nimmt er die normale Lage ein.

Die Eihaut (Chorion) ist sehr dünn, zart und weich, durch den Inhalt prall gefüllt und angespannt. Dieser, sehr flüssig, besteht aus einer Emulsion von sehr vielem, stark fetthaltigem Nahrungsdotter in wenig Bildungsdotter (Protoplasma). Alkohol und Chloroform ziehen die darin löslichen Dotterbestandtheile aus, so dass die gehärteten Eier aus einem leichten Schaume bestehen, an dessen von Protoplasma gebildeten Blasen die wenigen löslichen Rückstände des Nahrungsdotters in Gestalt kleiner Körnchen haften.

Durch diese Verhältnisse wird die Behandlung der Eier sehr erschwert. Bei der geringsten Verletzung des frischen Eies fällt dieses sofort vollständig zusammen, während die conservirten Eier, welche ihre Spannung verloren haben, bei Berührung, oder wenn sie z. B. nicht der ganzen Länge nach auf dem Präparatenheber aufliegen, einknicken. Da ferner die Eihaut bei dem Ueberführen des Eies aus schwächerem Alkohol in stärkeren, aus starkem in Chloroform für die in dem Ei enthaltene Flüssigkeit viel durch-

lässiger ist als für die äussere, so klappt das Ei in diesen Fällen zu einem runzeligen, platten Körper zusammen, wenn nicht vorher die Eihaut angeschnitten wird. Das ist nach Beginn der Entwicklung eine sehr einfache Sache, da dann das Ei sich verkürzt und von den beiden Polen der Eihaut entfernt, so dass der eine derselben ohne weitere Schädigung abgeschnitten werden kann. Bei frischen oder erst im Anfange der Entwicklung stehenden Eiern dagegen ist das nur unter Verletzung des Eies möglich.

Zum Abtödten der Eier wurden Wasser, Alkohol von 70% oder wässerige Lösung von Pikrinsäure verwandt, welche mit den Eiern auf ungefähr 60° C. erwärmt werden; daraus führte ich die Eier allmälig in stärkeren Alkohol über. Die Pikrinsäure erhielt einen grossen Theil der in den anderen Fällen bei weiterer Behandlung ausgezogenen Dottersubstanzen; dieselben färbten sich dann aber zuweilen so stark mit Karmin oder Hämatoxylin, dass dieser Nachtheil die anderen Vortheile überwog.

Die Färbung wurde in toto mit alkoholischer Cochenillelösung oder sehr dünnem Alaunkarmin, später mit Essigsäure-Karmin, vorgenommen, erstere ergab für Schnitte keine genügende Färbung, ich hatte sie Anfangs zur Schonung der Eier angewandt, da sie keine Verletzung der Eihaut bedingte. Schliesslich wurden die Eier, nach einer vorläufigen Untersuchung, Beschreibung oder Zeichnung nach Seibert (I) während sie noch in Alkohol lagen, entweder durch Chloroform in eine dünne, der freiwilligen Verdunstung überlassene Lösung von Kanadabalsam gebracht, wenn sie ganz aufbewahrt werden sollten, oder in eine entsprechende Paraffinlösung für die Zerlegung in Schnitte.

Dieselben Umstände, welche die technische Behandlung der Eier erschweren, die Zartheit der Eihaut, die flüssige Beschaffenheit des fettreichen Dotters machen im Vereine mit der nur mangelhaften und deshalb nicht störenden Ausbildung der Embryonalhülle das Object zu dem reizvollsten, das sich ein Forscher wünschen kann. Schritt für Schritt, ohne auch nur zeitweilig verdunkelt zu werden, ist daran die Entwicklung des Thieres von dem ersten Anfange bis zum Schlusse zu beobachten, und nicht nur die äusseren, sondern auch die meisten inneren Organe sind in ihrem ganzen Bildungsgange leicht zu verfolgen.

Capitel III.

Eitheilung und Blastodermbildung.

a) Geschichtliches.

Die hierher gehörigen Vorgänge sind durch Metschnikoff (1866) bei Cecidomyiden, Bobretzky (1878) bei *Pieris*, Graber (1878) bei *Lina*, Tichomiroff (1882) bei *Bombyx mori*, Weismann (1882) bei Gallwespen, Witlaczil (1884) bei Aphiden, Patten (1884) bei Phryganiden, Korotneff (1885) bei *Gryllotalpa*, Kowalewsky (1886), Blochmann (1887), Woeltzkow (1889) und Graber (1889) bei Musciden, Nusbaum (1888—91) bei *Meloë*, Heider (1889) bei *Hydrophilus*, Wheeler (1889) bei *Phyllodromia* und *Doryphora* genauer beobachtet worden. Durch die Untersuchungen von Will (1883), Stuhlmann (1886), Blochmann (1887), Henking (1888) haben wir die der Befruchtung und Eitheilung bei den Insecten vorhergehenden Erscheinungen kennen gelernt.

Nach diesen Beobachtungen besteht das Ei aus einer mehr oder weniger groben Mischung von Bildungsdotter (Protoplasma, Blastem) und Nahrungsdotter; letzterer ist aus Fetttropfen und entweder festeren und grobkörnigeren oder flüssigeren und feinkörnigeren Bestandttheilen zusammengesetzt. Erstere bezeichnen wir als Dotterschollen und Dotterkugeln, letztere als Dottertropfen. Die Mischung ist entweder gleichmässig, oder es sind die oberflächlichen Lagen des Eies frei von Nahrungsdotter, so dass hier eine verschieden dicke Schicht von Bildungsdotter vorhanden ist (Keimhautblastem).

Der im Inneren des Eies gelegene Eikern wird bei der Reifung der Eier der Oberfläche genähert; hier erfolgt unter Spindelbildung Loslösung der Richtungskörper, worauf der Kern wieder gegen die Mitte des Eies zurücktritt und auf diesem Wege mit dem männlichen Pronucleus, der aus dem eingedrungenen Samenkörper stammt, zusammentrifft. Nach Vereinigung beider Kerne zum Theilungskern beginnt die mitotische Vermehrung desselben unter gleichzeitiger oder nachfolgender Theilnahme des Bildungsdotters. Die Theilungsproducte bleiben während ihres Aufsteigens zur Oberfläche unter fortgesetzter Vermehrung in mehr oder weniger naher und inniger Verbindung; nach dem Auftauchen verschmelzen sie unter sich und

gegebenen Falls mit der oberflächlichen Plasmaschicht zu einer gleichartigen Masse (Syncytium). Es erfolgt nun eine weitere Vermehrung der Kerne, worauf das im (Anziehungs-) Bereiche jeden Kernes befindliche Protoplasma sich von dem benachbarten trennt und zur Zelle abrundet. Bei manchen Insecten (*Chironomus, Musca, Hydrophilus*) tritt dabei noch im Dotter enthaltenes Plasma an die Oberfläche und wird mit der obersten Dotterlage zusammen in den basalen Abschnitt der sich bildenden Zellen aufgenommen (inneres Keimhautblastem). Die Trennung der Zellen wird zunächst an der Oberfläche deutlich sichtbar, indem die Zellbezirke sich erst hier, dann nach der Basis zu von einander lösen.

Ob die Theilungsproducte zuerst am vorderen oder am hinteren Pole oder an der Bauchseite auftauchen, so ergiebt sich doch aus dem weiteren Verlaufe ein das Ei gleichmässig umhüllendes Blastoderm, welches sich in vielen Fällen nach der Bauchseite zusammenzieht, so dass hier die Zellen, dicht gedrängt stehend, höher werden, während die spärlichen Zellen des Rückentheiles und der Seiten sich sehr verbreiten und abflachen. In anderen Fällen, z. B. bei den Käfern, bewahrt das Blastoderm während der ersten Embryonalentwicklung rings gleichmässige Dicke.

Eine gewisse Menge der Theilungsproducte bleibt im Dotter zurück (Dotterzellen, Vitellophagen), vermehrt sich hier und vermittelt die Ernährung des Embryo, ohne anderen Antheil an dem Aufbau desselben zu nehmen.

Nur wenige Ausnahmen von den hier geschilderten Vorgängen sind bekannt und beruhen anscheinend darauf, dass der Bildungsdotter wahrscheinlich ungleichmässig im Ei vertheilt oder im Inneren desselben nur in geringer Menge vorhanden ist.

Bei *Phyllodromia* (*Blatta*) und *Gryllotalpa* treten schon die ersten Theilzellen getrennt an die Oberfläche und vermehren sich hier anfangs in getrennten Inseln, bis zuletzt ein gleichmässiges Blastoderm entsteht und bei *Phyllodromia* (*Blatta*) und *Neophylax* bleiben dabei keine Theilstücke im Ei, sondern die Dotterzellen treten erst aus dem jungen Blastoderm in den Dotter zurück.

b) Beobachtungen bei Chalicodoma.

Die Theilung geht von dem vorderen Pol aus. Nach Vereinigung des männlichen und weiblichen Pronucleus zieht sich der Furchungskern nicht in die Mitte des Eies zurück — falls er überhaupt vorher dort lag, worüber ich nichts mittheilen kann. Um ihn sammelt sich ein wenig Protoplasma an und es beginnt, gewöhnlich nicht genau am Pol, sondern etwas seitlich davon, eine fortgesetzte schnelle Theilung des Kernes und Protoplasmas zu unregelmässig geformten Körnern, die durch feine Fortsätze zusammenhängen. Einmal sah ich etwas hinter dem Pol eine Ansammlung von Plasma pfropfartig in das Ei hinein- und etwas über die Oberfläche hervorragen. In der Nähe des inneren Endes dieser Masse fanden sich verästelte Plasmaklumpen.

Auf diese Weise entsteht zunächst ein ziemlich dichtes „Syncytium“ (Fig. 1 und 2), erst, nachdem schon eine grössere Anzahl von Theilstücken gebildet ist, beginnen sie sich etwas von einander zu entfernen und unter beständiger Vermehrung nach dem andern Pol des Eies hinzuwandern, ohne ihren Zusammenhang aufzugeben. Dabei ordnen sie sich parallel der Oberfläche aber noch ziemlich entfernt von derselben ungefähr in der Form eines Kegelmantels an, doch nicht sehr regelmässig, indem bald hier, bald dort eine oder mehrere Zellen auch in den Binnenraum des Kegels vorspringen (Fig. 4).

Das Gebilde wird allmälig immer gleichmässiger und dann einem gestrickten Sacke vergleichbar, der vorne aus zahlreichen, engeren, hinten aus weiteren Maschen besteht (Fig. I). In den Knoten desselben liegen die Zellkerne und das darum angesammelte Protoplasma, die Fäden werden durch die Fortsätze der Theilzellen dargestellt. Am Vorderende breit und der Oberfläche genähert wird der Sack nach hinten zu immer schmaler und endet schliesslich zugespitzt im Dotter. Dabei nimmt die Entfernung von der Oberfläche nicht gleichmässig ab, sondern an der Rückenseite schneller als an der Bauchseite.

Es verlängert sich also das „Syncytium“ mit einer Spitze nach hinten zu durch radiäre Zelltheilungen, welche in jener in der Längsrichtung des Eies erfolgen, während gleichzeitig alle älteren, weiter nach

vorne gelegenen Zellen sich in dazu senkrechter Richtung theilen, jedoch auf der Bauchseite lebhafter als auf der Rückenseite. Da sie nach jeder Theilung gleichmässig auseinanderrücken, wächst der Umfang des Sackes stetig und seine Wände nähern sich der Oberfläche des Eies. Dabei bildet der flüssige Dotter, welcher durch die Maschen des Sackes förmlich hindurch filtrirt wird, kein Hinderniss. Die Mitosen sind bei richtiger Färbung und Conservirung sehr gut erhalten und sehr deutlich (Fig. 7).

Dicht unter der Oberfläche angelangt, sind die Zellen nicht mehr ganz so viel, als ihr eigener Durchmesser beträgt, von einander entfernt und durch ein Netzwerk von Fortsätzen mit einander verbunden. Andere Fortsätze — eigentlich sind sie ja alle nichts anderes als Protoplasmamembranen, als die mit den Zellen und unter sich in Verbindung stehenden Protoplasmahüllen der Dottertropfen — erstrecken sich nach innen und besonders mächtig nach aussen (Fig. 11). An der Oberfläche des Eies hat sich kein Keimhautblastem angesammelt, doch sind die Dottertropfen hier viel kleiner und dementsprechend das Protoplasma dichter.

Auf dem Wege vom Centrum zur Peripherie nehmen die Theilungszellen (das „Syncytium") fast die ganze, zwischen den Dottertropfen vertheilte Menge von Bildungsdotter in sich auf. Es ist dies bei *Chalicodoma*, wo der Nahrungsdotter durch die Reagentien fast ganz ausgezogen wird oder andernfalls sich sehr stark färbt, gut, aber doch etwas weniger deutlich als bei *Anthophora personata* zu sehen. Bei dieser erhielt ich durch Doppelfärbung mit Pikrinsäure und Hämatoxylin — Nahrungsdotter gelb, Bildungsdotter blau — sehr schöne und einwandfreie Bilder (Fig. 5 und 6). Diese Biene besitzt, nebenbei bemerkt, ein deutliches, wenn auch dünnes Keimhautblastem.

Während des Auftauchens haben sich die Theilzellen so weit von einander entfernt, dass sie, nur durch wenige und dünne Fäden oder Membranen mit einander verbunden, als selbständige Zellen angesehen werden könnten (Fig. 7 a, b, c und 8 a). Sowie sie aber wirklich die Oberfläche erreichen, verschmelzen sie unter sich und mit der dort vorhandenen Dotterschicht zu einem gleichartigen Gemenge von Protoplasma und Dotterkörnchen und -tröpfchen, in dem in ziemlich gleichmässigen, grossen Abständen die Kerne eingebettet sind (Fig. 7 d, 8 b—d).

Die verschiedenen, zeitlich aufeinander folgenden Acte der Blastodermbildung sind auch an einem passenden Ei nebeneinander zu beobachten, indem man einen sagittalen Längsschnitt vom Hinterende nach dem Vorderende oder einen Querschnitt von der Rückenseite nach der Bauchseite zu durchmustert. Vergleiche Fig. I, 5, 6.

Nachdem sich die Furchungselemente an der Oberfläche zu einem vielkernigen „Syncytium" vereinigt haben, beginnt eine lebhafte, an verschiedenen Stellen des Eies gleichzeitig verschiedenartige Bewegung in der Masse derselben. Während die Kerne sich lebhaft theilen und dabei auffallend kleiner werden, gewinnt die Protoplasmamasse durch Einziehen der vielen dickeren Fortsätze auch an der Innenseite eine ebenere Oberfläche. Dabei tritt sie an der Aussenseite etwas von der Dotterhaut zurück, bleibt aber durch dichtstehende Zacken oder Rippen mit derselben in Verbindung, so dass die Querschnitte hier eigenthümlich gezähnelt erscheinen. Die Kerne nehmen nach der starken Vermehrung wieder an Volum zu und stehen nun regelmässig und dicht gedrängt neben einander (Fig. 9 a—f).

Am vorderen und hinteren Pol scheint keine Verschmelzung der auftauchenden Theilungszellen stattzufinden, sondern jede einzelne gleich nach ihrem Auftauchen sich in Kugelform zusammenzuziehen und so von dem (inneren) „Syncytium" zu trennen. Denn beide Pole sind schon während der Blastodermbildung mit kugeligen, vereinzelten Zellen in unregelmässiger Weise bekleidet (Fig. 11 c).

An der übrigen Oberfläche des Eies beginnt die Bildung des Blastoderms in bekannter Weise, indem von aussen nach innen vorschreitende Zerklüftung das Protoplasma in Zellen trennt. Doch treten gleichzeitig Vacuolen zwischen den basalen Theilen der Zellbezirke auf, welche diese einengen und trennen, sodass auch auf der Bauchseite die Zellen zunächst birnförmige, dann kugelige Gestalt — soweit es der Raum irgend gestattet — erlangen. Aus dieser gehen sie (durch den gegenseitigen Druck) in die prismatische Form über. Dabei wird nicht die ganze Protoplasma-Dotter-Mischung in die Zellen eingeschlossen, sondern ein Theil desselben bleibt als dünne Schicht darunter zurück.

Je nach der Gegend des Eies ist die Form der jungen Blastodermzellen verschieden. Schon vorher waren Seiten und Rücken des Eies mit

einer dünneren Plasmaschicht bedeckt, während der Zellbildung zieht sich dieselbe noch nach der Bauchseite zusammen. Die hier entstehenden, hochprismatischen Zellen (Fig. 11, III) gehen durch mehr kubische und kugelige Formen in das ungemein dünne Plattenepithel der Seiten und des Rückens über (Fig. 11 c, d).

Fig. 12 zeigt zum Vergleich junges Blastoderm von *Stelis nasuta*, einer viel kleineren Biene mit viel grösseren Zellen.

Als Ergebniss der geschilderten lebhaften Entwicklungsvorgänge im Inneren des Eies und an seiner Oberfläche und als Grundlage der weiteren Entwicklung des Embryo finden wir einen Zustand kurzer Ruhe, während dessen die Bauchseite des Eies mit hohem, prismatischem, die beiden Pole sowie Anfang und Ende der Bauchseite mit kugligem, Seiten und Rücken mit plattenförmigem Epithel bedeckt sind. Von dem, was wir sonst Epithel nennen, unterscheidet sich aber diese Zellschicht dadurch, dass die benachbarten Zellen nur in ganz loser Verbindung stehen, so dass Verschiebungen jeder Art und vollkommene Trennung während der folgenden Entwicklungsperiode jederzeit ebenso leicht vor sich gehen wie beliebige Formveränderungen. Erst später, wenn der an der Oberfläche zurückgebliebene Theil des Blastoderms sich in Ectoderm umgewandelt hat, zeigt dieses einen gewissen inneren Zusammenhang und Dauerhaftigkeit der Zellform.

Das Ei von *Chalicodoma* besteht somit am Ende der Blastodermbildung aus den zwei Hüllen, dem Chorion und der Dotterhaut; unter der Dotterhaut und ihr sehr dicht anliegend das Blastoderm; unter diesem, und durch eine glatte Aussenschicht gegen dasselbe abgesetzt, der Nahrungsdotter, erfüllt von Dotterzellen.

Dotterzellen, Vitellophagen.

Gelegentlich der Eitheilung erwähnte ich, dass die Theilstücke sich nicht nur durch radiale, sondern auch durch tangentiale Theilungen vermehrten, so dass während des Auftauchens auch zahlreiche Zellen in das Innere des „Sackes“ treten. Diese von den künftigen Blastodermzellen abgegebenen Zellkörper vermehren sich ungemein stark, sodass nach Bildung des Blastoderms der Dotter von unter sich zusammenhängenden Dotterzellen

dicht durchsetzt ist. Ihre Aufgabe besteht offenbar darin, als Vitellophagen den Dotter in sich aufzunehmen, den Blastodermzellen sozusagen mundgerecht zu machen und ihnen diesen Nahrungsstoff an die Stellen lebhafterer Entwicklungsvorgänge zuzuführen. Die Oberfläche des Dotters ist glatt, anscheinend zähe und gegen das Blastoderm oder später das Ecto-, Meso- und Entoderm scharf abgegrenzt, zwischen ihm und den darüber liegenden Zellen giebt es keine Verbindung. Wo aber eine stärkere Thätigkeit derselben stattfindet, da wandern Dotterzellen an die Oberfläche und schieben ihre feinen Fortsätze manchmal sogar zwischen die basalen Enden der Zellen hinein. Fig. 13 a, b, c zeigt das bei der beginnenden Umwandlung des mittleren Blastodermstreifens in die mehrschichtige Mittelplatte; später kommt es nicht mehr zu so inniger Berührung. Häufig verschmelzen dabei auch die Dotterzellen mit einander und bilden so mehr- oder vielkernige Massen.

In dem Verhältniss, wie der Dotter verbraucht wird, nimmt auch die Zahl der Dotterzellen ab, sodass auf späteren Entwicklungsstufen immer weniger derselben gefunden werden; sie erleiden das Schicksal aller thätigen Zellen des Körpers, sie verbrauchen sich selbst.

Was ihre Beziehung zu den Geweben anbetrifft, so liegen die Verhältnisse bei *Chalicodoma* derart einfach und klar, dass ich mit vollkommener Bestimmtheit erklären kann: nach der Bildung des Blastoderms treten hier weder Zellen aus diesem (oder dem Ectoderm u. s. w.) in den Dotter hinein noch Dotterzellen aus dem Dotter in das Blastoderm oder dessen Abkömmlinge. Ebensowenig verlassen Dotterzellen den Dotter, um sich zwischen diese und das Blastoderm zu lagern. Die Dotterzellen sind so gross und von den Zellen des Blastoderms oder der Keimblätter so verschieden, dass eine Ein- oder Auswanderung nicht unbemerkt bleiben könnte. Wo aber zwischen Ectoderm oder Blastoderm und Dotter Zellmassen auftreten, da lassen sie sich durch trefflich erhaltene Mitosen bis zu ihrem Ursprunge verfolgen und sind immer scharf gegen den Dotter abgegrenzt.

Bemerkungen zur Eitheilung und Blastodermbildung.

Bei Betrachtung der Theilungserscheinungen ist zu berücksichtigen, dass der Nahrungsdotter als leblose Masse (Ballast) in dem lebendigen

Bildungsdotter liegt; je nach seiner Menge oder Beschaffenheit kann er von dem Bildungsdotter bei den Theilungen mitgenommen werden oder er bleibt während der Theilung liegen, wenn seine Masse unverhältnissmässig gross ist, also vom Protoplasma nicht bewegt oder vorübergehend gelöst werden kann.

Werfen wir einen Blick auf die Formen der Eitheilung, wie sie von den übrigen Arthropoden bekannt sind, so finden wir nur in ganz vereinzelten Fällen eine bis zur Blastodermbildung dauernde vollkommene Theilung des Eies (z. B. *Cetochilus*). In anderen Fällen wird der Dotter entweder anfangs eine Zeit lang vollständig bei der Theilung mitgenommen und dann fallen gelassen (z. B. Amphipoden, Spinnen, Pycnogoniden) oder es bleibt im Centrum von Anfang an Dottermasse ungetheilt liegen, während die periphere bei der Theilung mitgenommen wird (viele Decapoden) oder der Dotter wird während der Theilung gar nicht in Bewegung gesetzt (Isopoden, Schizopoden, Crangon). Im letzteren Falle erfolgt die Theilung des Bildungsdotters entweder im Inneren, worauf die Theilzellen allmälig durch den Dotter zur Oberfläche ansteigen und sich hier nochmals vermehren, oder das Protoplasma sammelt sich vorher auf der Oberfläche des Eies an und die Theilung verläuft somit von Anfang an oberflächlich (z. B. *Porcellio, Ligia, Mysis*). Der letztere Fall, die rein oberflächliche Theilung wie der erste, die vollkommene Theilung, sind nach den bisherigen Erfahrungen hier Ausnahmen. Die Regel bildet eine Theilung unter zeitweiliger Mitnahme des ganzen Nahrungsdotters oder eines Theiles desselben. Ausnahme scheint es auch zu sein, wenn eine Anzahl von Theilungszellen im Dotter als Dotterzellen oder Vitellophagen zurückbleibt, wie bei den Amphipoden, *Daphnia similis, Limulus*. Bei den Insecten beginnt die Theilung immer im Inneren des Eies und ohne Betheiligung des Nahrungsdotters, also ähnlich wie bei *Callianassa, Daphnia similis, Crangon vulgaris, Limulus*. und mit seltenen Ausnahmen bleibt eine (grössere oder geringere) Anzahl von Theilungszellen als Vitellophagen im Dotter zurück.

Die Theilproducte gelangen in grosser Menge an die Oberfläche und verschmelzen vor der Trennung in die einzelnen Blastodermzellen zu einem „Syncytium", in welchem gewöhnlich eine weitere Vermehrung der Kerne vor sich geht. Bei der Theilung verbreiten sich die Theilzellen entweder ohne regelmässige Anordnung durch den Dotter oder sie erfolgt in mehr

regelmässiger Weise wie z. B. bei *Musca*, *Hydrophilus*, *Chalicodoma*. Beispiele der ersteren Art finden wir bei *Sialis*, *Gryllotalpa*, *Phyllodromia* (*Blatta*) *germanica*; auch *Doryphora* und *Polistes* gehören wohl hierher. Bei einigen dieser Formen — *Gryllotalpa*, *Phyllodromia* — währt die innerliche Theilung nur kurze Zeit und die Theilzellen treten früh und in geringer Anzahl an die Oberfläche, um sich hier weiter zu vermehren. Den Grund für diese ausnahmsweise Erscheinung dürfen wir wohl in der geringen Menge von Bildungsdotter und wahrscheinlich auch in dessen Vertheilung im Ei suchen. In den übrigen Fällen bewirkt letztere nur unwesentliche Verschiedenheiten im Anfange der Blastodermbildung je nachdem die Theilstücke an der Oberfläche noch eine dickere Schicht von Bildungsdotter vorfinden, mit der sie sich vereinigen, oder die erforderliche Menge von Protoplasma aus dem Inneren des Eies mitbringen.

Die bei *Chironomus*, *Musca*, *Hydrophilus* beobachtete Einbeziehung einer oberflächlichen Dotterschicht und darunter liegender Plasmaschicht kommt bei den untersuchten Blumenwespen nicht vor.

Die Erscheinungen, welche der Blastodermbildung unmittelbar vorangehen, die Verschmelzung vorher schon mehr oder weniger getrennter Theilungselemente, die Kernvermehrung in dem oberflächlichen „Syncytium“ und die Abgrenzung der Blastodermzellen aus diesem bildete die Veranlassung, dass man die ganze Eitheilung der Insecten als „oberflächliche Furchung“ bezeichnete, während sie in der That eine vorzugsweise innerliche ist. Die oberflächliche Theilung ist ein Vorgang, der auf die innere folgt, der letzte Act derselben — oder der erste der Blastodermbildung — falls man letztere von der Theilung trennen will.

Während von den meisten bisher untersuchten Insecten eine grössere oder geringere Anzahl von Theilungselementen als Dotterzellen (Vitellophagen) im Ei zurückbleiben, tauchen die Theilzellen von *Phyllodromia* und *Neophylax* alle an die Oberfläche empor, und erst wenn sie sich hier vermehrt haben, treten einige Zellen aus dem Blastoderm in den Dotter zurück.[1])

Chalicodoma lässt deutlich erkennen, dass die Sonderung in Blastoderm- und Dotterzellen nicht auf die ersten Theilungen beschränkt zu denken

[1]) Anm. d. Herausg.: vgl. R. Heymons (1895).

ist, sondern dass auch aus dem Verbande von geschlossen zur Oberfläche strebenden Blastodermzellen während des Auftauchens sich Zellen ablösen, welche als Dotterzellen zurückbleiben. Vergleichen wir damit die Bildung der Dotterzellen bei *Phyllodromia* und *Neophylax*, so sehen wir, dass es sich auch bei diesen scheinbaren Ausnahmen nur um zeitliche Verschiebungen, Beschleunigung oder Verzögerung, innerhalb des gleichen Vorgangs handelt. Eine besondere Bedeutung wäre denselben nur in so weit beizulegen, als man es für eine Theorie oder Hypothese gerade nöthig hätte. Auch glaube ich nicht, dass nach dem Material, welches unsere heutigen Formen bieten, die Frage entschieden werden kann, ob die eine oder andere Abänderung eines entwicklungsgeschichtlichen Vorgangs ursprünglicher sei.

In dem Verhalten der Dotterzellen zum Nahrungsdotter zeigen sich Verschiedenheiten, die mit der physikalischen Beschaffenheit des letzteren in Beziehung stehen und für die weitere Entwicklung von keiner Bedeutung sind. Eine solche besitzen sie aber dadurch, dass die Gestalt der zuerst näher bekannt gewordenen Dottermassen anscheinend von Bedeutung für die Entstehung der Theorie war, welche die Zellmasse innerhalb des Blastoderms als Entoderm anspricht. Bei vielen Insecten (*Apis, Polistes, Musca, Pyrrhocoris* u. s. w.) ist der Dotter wie bei *Chalicodoma* flüssig und die Dotterzellen können ihn wie hier nach allen Richtungen durchsetzen und durchwandern, ein Syncytium bildend, welches die kleinen Dottertropfen einschliesst. Anders bei den Formen mit festen Dotterelementen, wie sie vorwiegend den Eiern von Lepidopteren und Coleopteren zukommen. In diesen Fällen nimmt jede Dotterzelle eine Anzahl von Dotter-schollen oder -kugeln in sich auf; dabei trennt sie sich, zu einer Kugel anschwellend, von den anderen Dotterzellen und das Ei ist erfüllt von einer Anzahl meist sehr grosser kugeliger oder polyedrischer Vitellophagen. In beiden Fällen ist die Verdauung des Dotters eine intracellulare, nur ist in dem einen der flüssige Dotter fein vertheilt in der zusammenhängenden Protoplasmamasse der Dotterzellen, in dem anderen trennen sich dieselben, um sich in dem festeren Dotter und diesen unter sich möglichst gleichmässig vertheilen zu können.

Für keinen Fall aber liegen Beobachtungen vor, welche mit Sicherheit den Nachweis erbringen könnten, dass Zellen, welche einmal in derartige

Beziehung zum Dotter getreten und somit in bestimmter Weise differenzirt und thätig sind, später in anderer Weise Theil an dem Aufbau von Organen und Geweben des Embryo nehmen.

Es bilden die Dotterzellen das Verdauungs- und Ernährungsorgan des Embryo für die Zeit, während der er auf den Dotter als Nahrung angewiesen ist. Mit Vollendung dieser Aufgabe ist die Thätigkeit und das Leben dieser Zellen erschöpft und beendet, ein anderes Organ, der aus dem Blastoderm stammende Mitteldarm, tritt an ihre Stelle. Wenn man derart die Gesammtmenge der Vitellophagen als embryonales Ernährungsorgan dem Mitteldarm als postembryonalem Ernährungsorgan gegenüberstellt und als Vorgänger desselben bezeichnet, könnte man erstere als primäres, letzteren als secundäres Entoderm bezeichnen, aber man müsste ausdrücklich einen genetischen Zusammenhang beider ausschliessen. Um Missverständnisse in dieser Hinsicht zu vermeiden scheint es jedoch besser, von dem Gebrauche dieser gegenwärtig in anderem Sinne verwandten Ausdrücke ganz Abstand zu nehmen.

Capitel IV.

Ectoderm, Mesoderm und Mitteldarmkeim.

a) Geschichtliches.

Mit „Mesodermkeim“ und „Mitteldarmkeim“ oder Entodermkeim bezeichne ich bei den Arthropoden die Zellmassen, welche an bestimmten Stellen des Embryo entstehend oder sich ansammelnd das Material bilden, aus welchem später der Mitteldarm und die mesodermalen Gewebe des Körpers sich unter selbständiger Vermehrung ihrer Zellen aufbauen. Die Benennung „Keimblätter“ lässt sich natürlich auf diese Anlagen übertragen, aber nur selten und in vorgerückteren Zuständen entsprechen sie ihr auch der Form nach.

Längere Zeit nach der Bildung des Blastoderms finden sich bei den Embryonen der Insecten unter der äussersten Zellhaut, dem Ectoderm in dem grössten Theil ihrer Ausdehnung eine zweite Zellschicht und — an einzelnen, bestimmten Körperstellen — unter dieser eine dritte. Beide

Zellschichten, das Meso- wie das Entoderm, treten später sowohl gegenseitig als zu dem Ectoderm in nahe Beziehung, bleiben aber mit Rücksicht auf die physiologische Leistung bei dem Aufbau der aus ihrer Verbindung hervorgehenden Organe getrennt.

Bei den Insecten scheinen Mesoderm und Entoderm allgemein aus räumlich und zeitlich gesonderten Anlagen hervorzugehen. Dabei lässt sich eine gewisse Uebereinstimmung mit vielen Krustaceen darin erkennen, dass die Keimstelle wenigstens der Hauptmasse des Entoderms hinter der des Mesoderms gelegen ist und dass der Mitteldarmkeim auch zeitlich meist etwas, häufig viel später, erscheint als der des Mesoderms. In der Art des Auftretens beider Keime zeigt sich aber eine grosse Verschiedenheit zwischen Krustaceen und Insecten; kommt bei jenen dabei eine Einstülpung vor, so ist es immer die Mitteldarmanlage, welche dieses Gastrulasäckchen bildet, das Mesoderm entsteht durch Wucherung — während umgekehrt bei den Insecten das Mesoderm durch Einfaltung angelegt wird, der Entodermkeim aus dichter Wucherung hervorgeht.

Verfolgen wir die Geschichte unserer Kenntnisse oder Ansichten über diese Vorgänge, so sehen wir, dass die Herkunft der äussersten dieser Keimblätter keinem Zweifel unterlag, das Ectoderm erscheint als das unmittelbare Ergebniss der Eitheilung und besteht aus allen oder den oberflächlich gelegenen Theilzellen. Gehen alle Theilstücke in ihm auf, dann bleibt für die späteren, inneren Keimblätter nach den jetzt gültigen Sätzen: „omnis cellula e cellula“ und „omnis nucleus e nucleo“ keine andere Annahme übrig, als dass sie aus dem äusseren auf irgend eine Weise hervorgegangen sind. Bleiben aber Theilzellen in dem Dotter oder treten sie vor Anlage der inneren Keimblätter aus dem Blastoderm in denselben zurück, so ist — diese Fälle für sich betrachtet — die nächstliegende Annahme die, dass die inneren Gewebskeime wohl aus den inneren Zellen ihren Ursprung nehmen.

Dies war die Ansicht der meisten älteren Autoren, welche die Dotterzellen theils für den Mitteldarm allein in Anspruch nahmen, wie Dohrn (1866 und 1876), Bütschli (1870), P. Mayer (1876), Graber (1878), Bobretzky (1878), Balfour (1880), Hertwig (1881) — theils für Mesoderm und Mitteldarm, wie Tichomiroff (1882), Ayers (1884), Patten (1884), Korotneff (1885).

Später trat kein Vertreter dieser Ansicht mehr auf als Tichomiroff, der ihr treu blieb und sie jüngst (1892) von neuem verfocht.

Wie schon die erstgenannten Forscher z. Th. durch die Mittheilungen von Bütschli (1870) und Kowalewsky (1871) beeinflusst waren, so wandten sich darauf hin auch die späteren vollkommen anderen Anschauungs- und Erklärungsweisen ihrer Beobachtungen zu.

Bütschli hatte angegeben und Kowalewsky auf Querschnitten nachgewiesen, dass bei der Honigbiene und einem Schwimmkäfer (*Hydrophilus*), also einander sehr fern stehenden Formen, welche beide Dotterzellen besitzen, ein inneres Blatt durch Einfaltung aus dem äusseren hervorgehe.[1]) Es handelt sich dabei um Versenkung eines grösseren oder kleineren, verschieden breiten Blastodermstreifens der Bauchseite; der Rest des Blastoderms, welcher sich darüber in der Mittellinie zusammenschliesst, stellt von nun an das Ectoderm dar. Die Zellen dieses Streifens nehmen während der Einfaltung die ursprüngliche Kugelgestalt an, auch wenn sie vorher hochprismatische Form hatten und vermehren sich unter leicht zu beobachtenden Mitosen.

Dieser wahrscheinlich ganz allgemeine Vorgang ist in verschiedener Weise ausgeprägt und zwar selbst bei Thieren derselben Familie. Zu beiden Seiten des zur Versenkung bestimmten Streifens, der „Mittelplatte", tritt je eine Furche auf, deren äusserer Rand sich zur Falte erhebt, welche sich über den Streifen weg nach der Mittelplatte zu verschiebt. Hier treffen beide Falten zusammen und verschmelzen in der Nahtlinie, wobei sich das obere Blatt der Falte von dem unteren trennt und so dieses sammt dem mittleren Streifen von der Oberfläche abgeschnürt wird.

Bei *Hydrophilus* (Heider, 1889), *Doryphora* (Wheeler, 1889), *Apis* (Bütschli, 1870, Grassi, 1884), *Chalicodoma* (Carrière, 1890) divergiren die Furchen etwas nach dem hinteren Ende des Eies zu, die Mittelplatte ist hier breiter und die Versenkung geht ziemlich langsam von vorne nach hinten zu vor sich. Sehr frühzeitig und deutlich tritt in manchen Fällen

[1]) Auch bei *Musca, Lytta vesicatoria, Donacia, Rhynchites betuleti, Sphinx populi, Gastropacha pini* und Phryganiden fand Kowalewsky diese Einfaltung.

(*Hydrophilus, Chalicodoma* u. a. m.) eine Reihe von Querstreifen, Verdickungen, in der Mittelplatte auf, welche den späteren Segmenten entsprechen. Bei *Lina populi* und *tremulae* begrenzen zwei lange, schwach bogenförmige Falten eine schwache Mittelplatte (Graber 1890, Carrière 1891).

Unter den bis jetzt untersuchten Formen ist nur bei *Apis* und *Chalicodoma* die Mittelplatte so breit und widerstandsfähig, dass sie von den einander zustrebenden Falten nicht eingerollt wird, sondern ihre ursprüngliche Form beibehält. In den meisten Fällen wird sie zu einem mehr oder weniger cylindrischen Rohre eingerollt, wie bei *Hydrophilus, Meloë, Doryphora, Melolontha, Musca.*

Vielfach scheint das Auftreten der Furchen und Falten und die Einfaltung der Mittelplatte mit einer Verschmälerung derselben zeitlich und räumlich derart verbunden zu sein, dass die Versenkung der Mittelplatte mit dem Auftreten der Falten zusammenfällt. Dann beginnt der Vorgang gleich mit der Bildung einer Rinne in der Mittellinie der Bauchseite; so z. B. bei *Stenobothrus, Pieris* (hier die Rinne sehr kurz), *Bombyx* (Graber 1890), *Musca* (Graber, Voeltzkow 1889), *Pyrrhocoris apterus* (Graber 1878), *Meloë proscarabaeus* (Nusbaum 1888), *Melolontha* (Voeltzkow 1889), *Tenebrio molitor, Clythra laeviuscula* (Carrière).

In manchen Fällen entsteht aus der Rinne kein Rohr, sondern durch Verschiebung und Zusammenrücken der Zellen während der Einfaltung ein dichter Zellstrang, wie bei *Lina populi* (Carrière).

Von wenigen Insecten wird ein abweichendes Verhalten angegeben: bei den *Aphiden* (Will 1888) solide Einstülpung von einer Rinne aus, bei *Neophylax* (Patten 1884) und *Phyllodromia* (*Blatta*) *germanica* (Cholodkowsky 1888) solide Einwucherung vom Boden einer Rinne aus, bei *Gryllotalpa* (Korotneff 1885) zwar Auftreten einer Rinne, aber ohne Beziehung zu dem unteren Blatt. Es ist mir sehr wahrscheinlich, dass sich diese Ausnahmen mit den zuletzt besprochenen Abänderungen vereinigen oder in Beziehung bringen lassen werden. Bei *Pieris* soll (Graber 1890) die Abschnürung nur auf den segmentalen, nicht auf den intersegmentalen Abschnitten erfolgen.

Fassen wir zusammen, was über die geschilderten Vorgänge bekannt ist, so wird entweder

eine breite Platte versenkt und so von Anfang an die Form eines flachen Sackes erzielt, oder
eine Röhre oder eine solide Zellmasse abgeschnürt;

letztere beiden Bildungen platten sich darauf ab.

In allen Fällen erscheint nach Beendigung der Versenkung die Zellmasse dem Ectoderm flach angelagert und das Lumen, welches sie besass, vollständig oder bis auf eine eben noch erkennbare Grenze in den Seitentheilen verschwunden. Später weichen die Zellen der Seitenränder wiederum auseinander, so dass auf jeder Seite der Zellplatte eine Reihe von Säckchen oder eine gekammerte Röhre mit epithelialer Wandung entsteht.[1])

Diese versenkte Blastodermplatte, welche aus einer grossen Menge einzelner Zellen besteht, bezeichne ich als Mesodermkeim; über ihre Bedeutung als solchen bestand seit ihrer Entdeckung keine nennenswerthe Meinungsverschiedenheit unter den zahlreichen Beobachtern. Nur darüber wichen und weichen die Ansichten ab, ob und in wie weit sie auch für die Entstehung des dritten Blattes, der Mitteldermanlage, in Anspruch zu nehmen sei.

Kowalewsky glaubte das Entoderm aus bestimmten Theilen des Mesodermkeimes ableiten zu müssen und zwar schienen es ihm vorzüglich die dorsalen Wandungen der Mesodermröhren zu sein, welche das Material für das Darmdrüsenblatt lieferten. Graber nahm 1878 diese Anschauung an, Tichomirow stand ihr 1879 insofern nah, als er das Entoderm und Mesoderm aus der gemeinsamen Masse des — allerdings von Dotterzellen gebildeten — „primären Ectoderms“ hervorgehen liess. Heider 1885 (*Hydrophilus*), Graber 1888 (*Stenobothrus* und *Melolontha*), Cholodkowsky 1888 (*Blatta*), Nusbaum 1888—91 (*Meloë*) konnten für verschiedene Objecte die Ansicht Kowalewsky's mit verhältnissmässig unbedeutenden Abänderungen bestätigen, Graber 1889 für *Stenobothrus* mit der Einschränkung, dass Entoderm in dem mittleren Theile des Embryo segmental aus dem Mesodermkeime hervorwachse.

---

[1]) Mit Ausnahme von *Musca*; hier kommt es nach den übereinstimmenden Angaben nicht zur Bildung von Mesodermsäcken oder -Schläuchen.

Doch hatte schon 1884 Grassi Beobachtungen veröffentlicht, nach welchen bei der Biene zwar auch das untere Blatt aus dem mittleren hervorging, aber nicht aus der Wandung der Mesodermröhren, das heisst aus paarigen seitlichen Anlagen von dem ausgebildeten Mesodermkeime her. Nach ihm nimmt das Entoderm hier seinen Ursprung aus medianen Wucherungen am Vorder- und Hinterende des Mesodermkeimes während der Einfaltung desselben, und Grassi hebt nachdrücklich die von der Mesodermbildung verschiedene Art der Einsenkung der Entodermanlagen hervor. Drei Punkte seiner Beobachtungen sind von besonderer Wichtigkeit: das Entoderm entsteht nicht aus dem Mesoderm, sondern gleichzeitig mit diesem von der Oberfläche her; es entstammt nicht paarigen seitlichen Anlagen, sondern je einer unpaaren Anlage am Vorder- und Hinterende des Mesodermkeimes, aus denen sich paarige seitliche Schenkel nach hinten bez. vorne einander entgegenschieben (U- oder hufeisenförmiger Zustand); gleichzeitig wird der vordere und hintere Pol des Dotters von dem mittleren Theil der Keime aus überdeckt; und schliesslich: die Betheiligung der Dotterzellen an der Entodermbildung wird bestimmt in Abrede gestellt.

Diese in den Atti der Akademie von Catania veröffentlichten Angaben wurden erst später im Auslande bekannt und gewürdigt, dann aber in rascher Folge für verschiedene Insecten in ihren Grundzügen bestätigt. Die Unterschiede, welche dabei zu Tage treten, sind dem gegenüber von geringer Bedeutung. Sie beruhen zum Theil auf verschiedener Auffassung der oberflächlichen Zellschicht, von der aus die Wucherung des Entodermkeimes stattfindet — der eine glaubt, sie als Mesoderm, der andere als Ectoderm, ein dritter als Blastoderm bezeichnen zu müssen. Zum anderen Theil werden sie dadurch veranlasst, dass sich bei den einen Formen früher, bei den anderen später über der Wucherstelle und — falls sie noch in Thätigkeit ist — sie ringförmig umschliessend der Vorder- und Enddarm anlegen. Geschieht das vor der Beendigung der Wucherung oder ehe dieselbe anfing, dann wird während derselben die Wucherstelle mit in die Tiefe geschoben und der Entodermkeim entwickelt sich dann scheinbar nicht von der oberflächlichen Zellschicht, sondern von der (ectodermalen) Wand oder dem Boden des Vorder- oder Enddarmes aus. In der That besteht die betreffende Stelle der Schlund- und Enddarmanlage aber aus unveränderten

Blastodermzellen und geht erst mit dem Abschluss der Wucherung in Ectoderm über. —

So betrachten also Kowalewsky 1886 (*Musca*), Graber 1889 (*Lina*), Cholodkowsky 1891 (*Blatta*) den Mitteldarmkeim als einen durch das Eindringen des Vorder- und Enddarms losgelösten medianen Abschnitt des Vorder- und Hinterendes des Mesodermkeimes.

Graber 1889 (*Musca* und *Stenobothrus*) und Cholodkowsky 1891 (*Phyllodromia*) beobachten dabei, dass diese „Mesodermmasse" ohne Grenze in die Wandung des Vorder- und Enddarmes übergeht.

Heider 1885 (*Hydrophilus*) schliesst sich noch nicht vollkommen Grassi an; der vordere Enterodermkeim löst sich nach ihm im Bereich des Kopfes aus dem Mesoderm ab, als hinteren findet er eine Zellmasse, welche an den Seiten selbständig, in der Mitte aber nicht gegen den Enddarm abgegrenzt ist. Die Seitenschenkel derselben verlängern sich dadurch, dass sie sich (ausgenommen in der Mitte des Embryo) vom Mesoderm abspalten. 1889 vertritt Heider aber auch für *Hydrophilus* die Ansicht, dass schon vor der Einstülpung des Vorder- und Enddarmes die Entodermanlage als mediane Wucherung vom Grunde der eingesenkten Gastrularinne (Mittelplatte) ausgehe, während die lateralen Mesodermparthien in Form seitlicher Säcke angeordnet erscheinen.

Als ectodermale Bildung, durch Wucherung vom blinden Ende des Vorder- und Enddarmes aus, ohne Zusammenhang mit dem Mesoderm, fassen den Entodermkeim Voeltzkow 1889 (*Musca, Melolontha*) Graber 1890 (*Gryllotalpa, Melolontha, Stenobothrus, Musca, Pieris, Mantis, Hylotoma, Gastropacha, Bombyx mori*) und Graber 1891a (*Meloë scabriusculus*) auf.

Wheeler 1889 (*Doryphora decemlineata*) fand selbständige Entodermkeime, welche vorne durch Wucherung aus dem Blastoderm vor der Mesodermrinne und hinten aus dem Boden der Rinne, vor deren Verschluss, in Zusammenhang mit dem Mesoderm entstehen.

Carrière 1890 (*Chalicodoma*) war zu der Ansicht gekommen, dass selbständige Keime des Mitteldarms ohne genetischen Zusammenhang mit dem Mesoderm sowohl am Vorder- als am Hinterende vorhanden sind, welche durch Wucherungen aus medianen Blastoderminseln vor und hinter der Mittelplatte entstehen. Diese Blastoderminseln können bis zur Beendigung

der Wucherung oberflächlich liegen bleiben oder mit dem Mesodermkeime oder mit den Anlagen des Vorder- und Enddarmes in die Tiefe verschoben werden ohne dabei ihren Charakter zu ändern.

Vereinzelt stehen die Beobachtungen und Ansichten von Witlaczil 1884 (*Aphis*), nach welchem hier der Mitteldarm durch Verlängerung des Vorder- und Enddarmes[1]) gebildet würde, wie wohl ähnlich Ganin 1874 annahm, von Patten 1884 (*Neophylax*), wonach eine Delamination von verschiedenen Stellen des Blastoderms her vor sich gehen soll und von Will 1888 (*Aphis*), nach welchem bei diesem Objecte die Entodermzellen von einem Pol aus einwanderten.

Dass Tichomiroff 1892 (*Bombyx mori* und *Calandra granaria*) seine frühere Angabe von der Abstammung des Entoderms aus den Dotterzellen von neuem vertheidigte, wurde schon an anderer Stelle hervorgehoben.

b) Beobachtungen an Chalicodoma.

1. Die Bildung der Mittelplatte und des Mesodermkeimes.

Die Betrachtung der ganzen Embryone wie der Schnittreihen zeigt übereinstimmend das gleichzeitige Auftreten zweier Erscheinungen. In der vorderen Hälfte des Eies bilden sich auf der Bauchseite in dem Blastoderm zwei nahezu parallele Furchen, welche sich nach dem Hinterende zu verlängern und dabei etwas auseinander weichen. Diese Furchen bieten zusammen mit dem eingeschlossenen Blastodermstücke das Bild eines sehr langgestreckten Trapezes, dessen Basis nahe dem Hinterende des Eies liegt (Fig. IV). Die Bauchfläche wird dadurch in drei Längsfelder getheilt, eine Mittelplatte und zwei Seitenplatten und in zwei vor und hinter der Mittelplatte gelegene Abschnitte, auf welche sich die Furchenbildung nicht erstreckt. Um einen kurzen Ausdruck zu haben, will ich diese Abschnitte als vorderes und hinteres Feld bezeichnen (vgl. auch Fig. 15—19).

Zu gleicher Zeit nehmen die prismatischen Blastodermzellen zwischen den Furchen Kugelform an und vermehren sich lebhaft, wobei sehr frühzeitig breitere und dickere Querstreifen mit schmaleren, nur einschichtigen

[1]) Anm. d. Herausg. Hierher vor allem Heymons (1895).

Streifen abwechselnd auftreten. Es ist das der erste Ausdruck der Segmentirung des Embryo (Fig. V und VI).

Sowie die Furchen und Falten sich in ihrer ganzen Länge ausgebildet haben, verlaufen sie an keinem Ende allmählich in das Blastoderm, sondern endigen, wie Fig. VII u. VIII a u. b zeigen, bestimmt abgeschlossen, so dass die Anlage des Mesoderms genau begrenzt ist.

Während die Furchen sich nach dem Hinterende zu verlängern, erheben sich bereits am Vorderende ihre äusseren Ränder zu Falten, welche sich nach der Mittelplatte zu neigen. Ohne Formveränderung der Mittelplatte und ohne den Zusammenhang mit ihr aufzugeben, schieben sich die Falten und mit ihnen die Seitenplatten über die Mittelplatte weg, bis sie von beiden Seiten her in der Mittellinie zusammentreffen und verschmelzen; dadurch wird die Mittelplatte und das untere Blatt der Falten von der Oberfläche abgeschnürt. Die medianen Theile der Seitenplatten gelangen also gleichfalls in die Tiefe, wo sie sich sofort in kugelige Zellen, denen der Mittelplatte gleich, umwandeln. Die Rückenseite des Eies wird während dieses Vorgangs ganz von Blastoderm entblösst. Es würde so ein flacher Sack gebildet, dessen dorsale Wand dick und mehrschichtig, dessen ventrale einschichtig wäre; aber gegen Ende der Einfaltung und zur Zeit der Abschnürung schmiegen sich die Zellen des unteren Blattes der Falten derart an die gleichartigen Zellen der Mittelplatte an, dass nach der Abschnürung eine einheitliche dicke Platte, aus polyedrischen und kugeligen Zellen bestehend, vorhanden ist. Nur in den beiden Seitenrändern dieser Platte, welche den Mesodermkeim darstellt, bleibt gewöhnlich eine Spur der früheren Trennung sichtbar.

Die Platte, in welcher die dickeren Querwülste nur noch durch ganz schmale intersegmentale Streifen getrennt sind (Fig. 32) erstreckt sich von der Gegend des späteren Vorderkiefersegmentes bis an das Ende des 10. Hinterleibsegmentes. Die Frage, weshalb die vordersten und der hinterste Abschnitt des Körpers ihren Mesodermtheil nicht ebenfalls direkt zugetheilt erhalten, dürfte mit dem Hinweis auf die an beiden Stellen stattfindende Einwucherung der Entodermkeime beantwortet sein.

Die Versenkung der Mittelplatte erfolgt nicht gleichmässig. In ihrem vorderen Drittel nähern sich die Seitenplatten einander zuerst auf eine

längere Strecke, gegen das Hinterende zu geht die Ueberwachsung immer langsamer vor sich. Da nun in dem ersten und letzten Dritttheil die Faltenränder fast parallel zu einander liegen, bieten sie zusammen ein Bild, welches am besten mit dem Längsschnitt durch eine langhalsige Flasche zu vergleichen ist. Dieses Flaschenstadium dauert längere Zeit an und es können während desselben am Vorderende des Embryo weitere Entwicklungsvorgänge stattfinden (Fig. VI—X).

Wie diese Abbildungen zeigen, verspätet sich auch im vordersten Abschnitte der Mittelplatte der Verschluss, so dass hier die Falten etwas auseinander weichen. Die Verzögerung am Vorder- und Hinterende hängt meiner Ansicht nach mit der längere Zeit dauernden Wucherung des vorderen und hinteren Entodermkeimes zusammen und wird durch dieselbe bedingt.

2) Die Bildung des vorderen und hinteren Entodermkeimes.

Die ersten Anlagen des Mitteldarms treten sehr frühzeitig, bei dem Uebergang aus der Trapez- in die Flaschenform auf, und zwar sieht man gewöhnlich zuerst in der Mittellinie des Vorderfeldes eine scharf umschriebene, länglich ovale Verdickung, kurz darauf eine ähnliche, grössere, querelliptische Stelle im Hinterfelde, welche weniger scharf begrenzt erscheint (Fig. V—X). Beide Verdickungen liegen zunächst ausserhalb des Bereichs der Seitenfalten, später gelangen sie scheinbar in denselben, indem ihre tieferen Theile sich zwischen Mittelplatte und Dotter etwas nach hinten beziehungsweise vorne verschieben. Das Wucherfeld des vorderen Entodermkeimes erhebt sich eine Zeit lang nicht unbedeutend über die Oberfläche des Eies und verdankt diesem Umstande die schärferen Umrisse, die hintere Keimstelle wölbt sich kaum merklich vor; sie liefert eine sehr viel grössere Menge von Zellen und fast $^4/_5$ des Mitteldarms.

Der Vorgang, durch welchen von beiden Stellen her eine verhältnissmässig sehr grosse Anzahl von Zellen in die Tiefe gelangt, unterscheidet sich vollständig und sehr bestimmt von der Anlage des Mesoderms. Es findet keine Einsenkung, Einfaltung oder Ueberwachsung statt, sondern auf gewissen Gebieten (Inseln) des Vorder- und Hinterfeldes vermehren sich die Blastodermzellen durch mitotische tangentiale Theilung (Fig. 32). Die unter die Oberfläche gelangten Zellen vermehren sich hier selbständig weiter,

während zugleich die Wucherung von der Oberfläche aus fortdauert. Zahlreiche Dotterzellen eilen herbei und vermitteln die Ernährung der hier entstehenden Zellmassen. Anfangs ist die ganze Fläche der Insel thätig, dann stellen ihre Zellen vom Rande her die Theilungen ein und wandeln sich im Anschlusse an das Ectoderm der Seitenplatten in Ectodermzellen um. Dadurch wird die Keimfläche immer mehr eingeengt und schliesslich auf eine schmale Stelle in der Medianlinie beschränkt; haben sich auch hier die obersten Zellen dem Ectoderm angeschlossen, so ist die Bildung des Entodermkeims beendigt und zugleich die letzte Verbindung derselben mit der Oberfläche gelöst (Fig. 63, 76). Die Einzelheiten dieses Vorganges sind am Vorder- und Hinterende etwas verschieden und erfordern gesonderte Betrachtung. In beiden Fällen aber verhindert die Beschaffenheit der oberflächlichen Schicht des Dotters ein Eindringen einzelner Entodermzellen in den Dotter, während er dem Druck der ganzen Masse ausweicht. Dies ist besonders bei der grösseren Masse des hinteren Entodermkeimes auffällig, der lange einen nach aussen schwach, nach innen stark convexen Körper darstellt, bis bei weiterem Wachsthum seine Innenseite nahezu flach wird, die äussere stark gewölbt erscheint (Figur 56, 76, 81, 89). Es handelt sich bei dem Eindringen dieser Zellmassen natürlich nicht um ein Verdrängen des Dotters, welches sich nach anderen Seiten hin ausgleichen müsste; denn er hat ja durch Vermittelung der Dotterzellen das Material zum Aufbau der Entodermkeime geliefert, muss also ihrer Zunahme entsprechend abnehmen.

Die Zellen der Entodermkeime sind durch bedeutendere Grösse vor denen des Mesodermkeimes ausgezeichnet; der Unterschied tritt namentlich bei Vergleichung mit etwas älteren Theilen desselben, weniger den Zellen der noch freien Mittelplatte gegenüber hervor.

Die oberste Zellschicht der Keimstellen hängt als Blastoderm natürlich durch das umgebende Blastoderm mit der noch oberflächlich liegenden Mittelplatte zusammen. Während der Einfaltung und Abschnürung derselben löst sich der Mesodermkeim von dem zum Entodermkeime gehörigen Blastoderm beiderseits in der Richtung nach der Mittellinie zu ab. Solang also z. B. am Hinterende noch der Mesodermspalt offen ist, besteht auch eine oberflächliche Blastodermbrücke zwischen Mittelplatte und hinterem

Entodermkeim, mit der vollendeten Versenkung des Mesodermkeimes ist auch diese letzte Verbindung gelöst (Fig. 32, 44, 57).

Ich halte es nicht für überflüssig, auf einige Schnittserien dieser Stadien ausführlicher einzugehen, als es im übrigen meine Absicht ist. Die genaue Untersuchung eines Embryo zur Zeit der Faltenbildung (Fig. IV) zeigt, dass die Verdickung des Blastoderms nicht auf den von den Falten begrenzten Theil beschränkt ist (Fig. 14). Die Oberfläche des Eies wird an beiden Polen von getrennten, kugeligen Zellen gebildet, am Rücken von sehr verbreiterten, nur lose zusammenhängenden Zellen. Die Seiten bestehen aus ziemlich regelmässigen, prismatischen Zellen, die nach den Polen zu in unregelmässig hohe, dichtgedrängte Zellen übergehen. Die inneren Enden der prismatischen Zellen an den Seitenflächen des Embryo schliessen unterhalb des Kernes zahlreiche sehr feine Dottertropfen ein, die äusseren sind frei von solchen. Die ganze Bauchseite der Eier wird von einer breiten Schicht unregelmässig geformter, vielseitig bis kugeliger Zellen eingenommen. Der Uebergang der prismatischen Seitenzellen in die Plattenzellen des Rückens ist ein allmählicher, während er zu den Zellen der Bauchfläche nur durch wenige Zellreihen vermittelt wird. Dicht hinter dem vorderen Ende des Eies geht die einfache kugelige Zellschicht der Bauchseite in eine dicke mehrschichtige Zellplatte über, die nach den Seiten gleichmässig abnehmend in der Mitte eine Höhe von vier Zellenlagen erreicht (Fig. 14); fast das gleiche Bild zeigt sich kurz vor dem Hinterende des Eies (Fig. 24), nur mit dem Unterschied, dass die dicke Platte des Vorderendes enger begrenzt ist.

Die Platte des Vorderendes erreicht etwas weiter nach hinten die Dicke von sechs Zellen und wird dann wieder dünner; nun beginnt, wieder dicker, die Mittelplatte, an beiden Seiten von Furchen begrenzt (Fig. 15). Die äusseren Ränder der Furchen erheben sich bald zu niedrigen Falten (Fig. 16—19), welche für eine längere Strecke die Begrenzung der Mittelplatte bilden, bis sie nahe dem Hinterende verstreichen und in seichte Furchen übergehen (Fig. 20 u. 21). Während des ganzen Verlaufes weichen die Furchen und Falten, dem Oberflächenbilde entsprechend, auseinander. Bemerkenswerth scheint, dass sie nicht immer dicht am Rande des mehrschichtigen Blastoderms verlaufen, sondern streckenweise auch noch einen

Streifen einschichtigen, prismatischen Blastoderms einschliessen und so der Mittelplatte zutheilen (Fig. 22 u. 23).

Den dickeren und dünneren Querstreifen der Mittelplatte entspricht eine tiefere oder flachere Einsenkung der Furchen oder, soweit sich schon die Falten erhoben haben, eine grössere oder geringere Nähe derselben. Die Zellen der Mittelplatte vermehren sich lebhaft, massenhafte Mitosen sind zu sehen, bei dem Wechsel dickerer und dünnerer Stellen ist doch eine allgemeinere Verringerung der Dicke nach dem Hinterende hin zu beobachten (Fig. 16—23). Schon ehe die Furchen endigen ist die Stärke der Mittelplatte bis auf zwei Zellschichten in der Mitte, eine am Rande herabgesunken. Weiter nach hinten, also ausserhalb des Bereiches der Furchen, beginnt die schon erwähnte Blastodermverdickung des Hinterendes (Fig. 24), die allmählich in einschichtiges Blastoderm übergeht.

Es ist also zu dieser Zeit vor und hinter der Mittelplatte und von ihr durch eine dünnere Stelle getrennt, eine Verdickung des Blastoderms vorhanden; aber sie verschwindet bald wieder und zwar ohne dass sich eine Beziehung zu den später hier auftretenden Organanlagen nachweisen liesse. Dagegen wäre es möglich, dass sie mit Blastodermwülsten in Verbindung zu bringen wären, welche nun am vorderen und hinteren Ende der Bauchseite des Eies auftreten. Aber auch diese sind vorübergehende Bildungen, die vor Auftreten der Entodermkeime sich wieder vollkommen abflachen. Es handelt sich vielleicht nur um zeitweilige Anhäufungen von Material zur Blastodermbekleidung des Vorder- und Hinterendes.

Ein derartiger schmaler Zellwulst ist zum Beispiele bei einem etwas älteren Embryo an der vordersten Grenze des Blastoderms vorhanden; vor ihm, an der Spitze des Eies ist die Blastodermbildung noch nicht vollendet sondern in dem Fig. 7 u. 8 dargestellten Zustand. Hinter ihm sind Bauch- und Seitenflächen nun von einschichtigem Blastoderm bedeckt, dessen am Rande kugelige Zellen auf der Bauchseite prismatisch und enggedrängt stehen (Fig. 25). In der Mittellinie dieses Streifens liegt vor der Mittelplatte eine etwas erhöhte und scharf umschriebene Stelle, von der aus der vordere Mitteldarmkeim in die Tiefe wuchert (Fig. 26, 27, 32—34,

36—38[1]). Die Ränder der Keimstelle sind von prismatischem Blastoderm oder, wie man wohl schon sagen darf, Ectoderm bedeckt, ihre mittlere, in Thätigkeit befindliche Oberfläche besteht aus unregelmässigen Blastodermzellen, die in Theilung begriffen sind. Darunter liegen die daher stammenden Entodermzellen, auch ihrerseits sich vermehrend.

Nach hinten zu hängt der blastodermale, nicht an der Entodermbildung betheiligte Rand der Keimstelle mit der offenliegenden Mittelplatte, nach den Seiten zu mit dem Ectoderm zusammen, wie die angeführten Abbildungen zeigen.

Der Hinterrand des vorderen Entodermkeimes stösst unter der Oberfläche an die tieferen Lagen des Vorderrandes der Mittelplatte, ohne dass sich deren Zellen mischten; sie sind und bleiben im Gegentheil deutlich getrennt (Fig. 32—34). Seitlich von dem Hinterrande der Keimstellen beginnen die Seitenfurchen oder Falten des Mesodermkeimes.

Etwas später als der vordere Keim des Mitteldarms entwickelt sich, wie erwähnt, der viel mächtigere hintere Keim derselben. Bei dem Embryo z. B., welchem Fig. 26. u. 27 für den vorderen Entodermkeim entnommen sind, verdünnt sich die Mittelplatte nach hinten zu (Fig. 28 u. 29) und hinter ihr beginnt eine einfache Schicht unregelmässiger Blastodermzellen; in dieser liegt wie eine Insel von prismatischen, zum Theil geschichteten Zellen, die Keimstelle der hinteren Mitteldarmanlage.

Der Embryo der Abbildung IX zeigt, obwohl die Versenkung der Mittelplatte hier sehr vorauseilt, den Anfang der Wucherung des hinteren Entodermkeimes und zwar ebenfalls durch eine breite Fläche unveränderten Blastoderms von der Mittelplatte getrennt (Fig. 32 u. 35). Bei einem Embryo, gleich Abbildung VII, dessen Mittelplatte noch nicht in solcher Ausdehnung überdeckt ist als die von Embryo IX, ist der hintere Entodermkeim doch schon viel stärker entwickelt. Er beginnt dicht hinter dem Ende der Furchen und der Mittelplatte, welche hier auch an den dünnsten Stellen schon zweischichtig ist. Das Keimfeld des H. Ent. K. übertrifft in der Gegend seiner grössten Breite die Mittelplatte etwas an Ausdehnung und

[1]) Fig. 25—31 ist einem Embryo ähnlich Fig. V entnommen, der aber ganz regelmässig gebaut und etwas jünger war, Fig. 32—35 dem Embryo, nach welchem Fig. IX gefertigt ist, Fig. 36—51 einem Embryo gleich Fig. VII.

zählt an seiner dicksten Stelle schon 6—7 Zellschichten (Fig. 41—44). Von jetzt an vergrössert sich der H. Ent. K. ziemlich schnell (Fig. 45, 60, 76); er kann eine Dicke bis zu 20 Zellen in der Mitte erreichen und nimmt schliesslich die ganze Breite des Eies ein, einen mächtigen Haufen von Zellen bildend, der nach oben cylindrisch gewölbt, gegen den Dotter von einer fast ebenen Fläche begrenzt ist.

Während die seitlichen und vorderen Theile des Keimfeldes ziemlich bald ihre Thätigkeit einstellen und im Anschluss an die Seitenplatten in Ectoderm übergehen, dauert in dem mittleren und hinteren Abschnitt die Wucherung noch längere Zeit fort. So lange bleibt auch das Hinterende der Mittelplatte in seinem mittleren Theile offen und eine Verbindung der Mittelplatte und des Keimfeldes durch eine kurze Blastodermbrücke bestehen (Fig. XI—XIII u. 55—57).

Die Mittelplatte entwickelt sich dabei auch in dieser Gegend, soweit sie an den Seiten überdeckt ist, im Anschluss an die vorhergehenden Segmente gleich diesen, in dem nicht überdeckten Theile dagegen treten keine Veränderungen ein. Doch erscheint sie hier, an ihrem Ende im 10. Hinterleibssegment, auffallend stark verdickt. Ich glaube in dieser Anhäufung von Zellen das Vorraths-Material für das Mesoderm des 11. Hinterleibssegmentes sehen zu dürfen, vor welchem die Mittelplatte endigt. Eine ähnliche aber geringere Verdickung besitzt die Mittelplatte, wie z. B. die Schnitte (Fig. 32—34, 54, 91) zeigen, an ihrem vorderen Ende, welches ungefähr der Gegend des späteren Vorderkiefersegmentes entspricht. Sie enthält die Mesodermzellen für den vor diesem liegenden Theil des Kopfes.

Während die Ablösung des vorderen und hinteren Entodermkeimes und damit die Einbeziehung der Keimstellen in das Ectoderm ihrem Abschlusse entgegengehen, hat sich das Ectoderm über dem grössten Theile der Mittelplatte geschlossen. Im Verlaufe dieses Vorganges haben in beiden Keimschichten neue Entwicklungsvorgänge begonnen, zu deren Betrachtung wir uns zurückwenden; gleichzeitig werden wir weiteren Bewegungen in den Entodermkeimen unsere Aufmerksamkeit schenken müssen.

Zuvor möchte ich eine Frage erörtern, für deren Stellung und

Beantwortung mir gerade hier der richtige Platz zu sein scheint, die Frage nach den

3) Entwicklungsstadien oder Perioden bei Chalicodoma.

Die Zahl und die Leichtigkeit oder Schärfe der Abgrenzung von Entwicklungsstadien bei Embryonen steht bekanntlich in umgekehrtem Verhältniss zur Menge des verfügbarem Materials. Ist diese klein, dann hat es keine Schwierigkeit, zahlreiche und wohl characterisirte Stadien zu finden und aufzustellen. In dem Maasse als unser Material an Zahl und Vollständigkeit wächst, vermindert sich die Möglichkeit, einzelne Perioden oder Stadien herauszuheben und gegen die anderen abzugrenzen. Bei *Chalicodoma*, von der ich gegen dreihundert Eier und Embryone in Händen hatte, bin ich dazu jetzt vollkommen ausser Stand. Immer sehen wir eine neue Erscheinung auftreten, eine neue Bewegung beginnen, ehe ein früherer Vorgang abgeschlossen und zu Ende geführt ist, überall kleine zeitliche Verschiebungen im Anfang oder Verlaufe der Entwicklung der einzelnen Organe, ohne jeden störenden Einfluss auf die Gesammtentwicklung, aber gerade genügend um alle Grenzen, die man ziehen möchte, zu verwischen.

Doch habe ich früher (Carrière 1890) ehe ich das ganze Material übersehen konnte, einige grosse Perioden unterschieden und will dieselben beibehalten wegen der Uebersichtlichkeit, die sie gewähren. Doch muss ich betonen, dass auch diese, vielleicht mit Ausnahme der ersten, nicht scharf von einander zu trennen sind.

Die erste Periode würde von dem Beginn der Eitheilung bis zu deren Abschluss durch die vollendete Blastodermbildung zu führen sein;

die zweite würde mit den ersten Veränderungen und Bewegungen im Blastoderm, welche zur Bildung der Mittelplatte führen, beginnen und mit dem vollständigen Verschluss des Embryo und dessen regelmässiger Segmentirung abschliessen;

der Anfang der dritten Periode wäre durch das Auftreten der Kieferanlage, ihr Ende durch die Ausbildung des Afters bezeichnet;

die vierte Periode würde den Rest der Entwicklung im Ei, die Reifung der vorher angelegten Organe, umfassen.

Schon damals hatte ich darauf hingewiesen, dass die zweite und

dritte Periode nicht scharf von einander zu trennen sind, indem z. B. manchmal der Verschluss der Bauchseite am Hinterende sich verzögert, während der Embryo im übrigen nicht nur regelmässig segmentirt ist, sondern auch die Kieferanlagen schon aufgetreten sind. Es wären also eigentlich die zweite und dritte Periode zu vereinigen, aus Gründen der Bequemlichkeit mögen sie getrennt bleiben.

Der zweiten Periode gehören somit noch an

4) Die Vereinigung des Ectoderms auf der Bauchseite, die gleichzeitigen Bewegungserscheinungen an der Oberfläche sowie in den Mesoderm- und Ectodermkeimen.

Die Vereinigung der beiden Seitenplatten des Ectoderms auf der Bauchseite erfolgt zuerst im Vorderende in der Gegend des zweiten Kiefersegmentes und schreitet von da ziemlich gleichmässig nach hinten fort, indem dort die Einfaltung der Mittelplatte sich beschleunigt. So verliert der Embryo die Flaschenform und zeigt nur noch in seiner Mitte eine offene Stelle in Gestalt eines sehr langen gleichschenklichen Dreieckes, dessen schmale Basis am Hinterende des Embryo liegt. Der vordere Theil desselben schliesst sich sehr rasch, der hintere bleibt noch längere Zeit offen und ändert dabei in auffälliger Weise sein Aussehen, indem er die Form einer Raute annimmt (Fig. XI—XIII).

Der Grund hierfür ist allem Anschein nach darin zu suchen, dass wie schon früher erwähnt, die Bildung des Ectoderms über dem hinteren Entodermkeim zwar im Anschluss an das Ectoderm der Seitenplatten, aber unabhängig von der Einfaltung der Mittelplatte vor sich geht. So entsteht von beiden Seiten her ein Ectodermblatt über dem H. Ent. K. und nähert sich im vorderen Abschnitte desselben sehr bald der Mittellinie, während die Einfaltung der Mittelplatte etwas langsamer vorschreitet (Fig. 55—57, 59, 60, 73—76). Mit Beendigung der Ectodermbildung über dem 11. Hinterleibsegment ändert sich durch die jetzt allein zur Geltung kommende Thätigkeit der Einfaltung wieder die Form des Mesodermspaltes (Fig. XV), er wird immer schmaler, linienförmig und schliesst sich allmählich. Doch verzögert sich die vollkommene Verschmelzung beider Ectodermhälften nicht selten bedeutend, so dass man noch bei älteren Embryonen hier einen

feinen medianen Spalt antreffen kann. Auch im Vorderende findet man bei Embryonen aus dieser Zeit öfters eine oder mehrere ganz kurze und enge Schlitze in der sonst ganz geschlossenen Mittellinie. Diese kleinen Verspätungen sind aber ohne Einfluss auf die anderen gleichzeitigen Entwicklungsvorgänge im Embryo.

Während des Verschlusses prägt sich die Metamerie des Ectoderms deutlicher aus, wenn auch gewöhnlich in Grösse und Form der einzelnen Abschnitte anfangs Unregelmässigkeiten vorhanden sind, die sich später ausgleichen. Häufig zeichnet sich schon sehr früh die Grenze zwischen dem 3. Brust- und 1. Hinterleibsegment durch besondere Bestimmtheit aus, während die früher gut unterscheidbaren Segmente der Brust an Deutlichkeit verlieren und namentlich die Grenzen des ersten Brustsegmentes, nach dem zweiten Brust- und dritten Kiefernsegment hin, sich verwischen (Fig. XIII und XV). Schärfer treten das erste und zweite Kiefersegment hervor.

Jede Körperhälfte ist für sich, unabhängig von der anderen, in Metamere getheilt, und die Segmentirung erstreckt sich nicht auf die Mitte des Körpers, welche zunächst von einem breiten Doppelstreif gleichartiger Zellen ohne jede Einschnürung oder Verwölbung gebildet wird.

Aus diesem Streifen geht in allmählicher Entwicklung die Ganglienkette und ein Theil des Gehirns hervor; ich werde die einzelnen Erscheinungen zunächst nicht berücksichtigen sondern später zusammenfassend schildern.

Etwas später als im Rumpf des Embryo erheben sich die Segmente in dem vor demselben gelegenen Kopfabschnitte. Die Linie, längs welcher sich die Segmente erheben und welche im Rumpfe parallel und nahe der Mittellinie verläuft, biegt bei dem Vorderkiefersegment beiderseits bogenförmig nach aussen und umgeht so das ehemalige Keimfeld des V. Ent. K. In ihrem Verlaufe finden wir zu dieser Zeit vor dem Vorderkiefersegment ein diesem ähnliches, das Vorkiefersegment und weiter eine, jetzt noch rein ectodermale warzenartige Erhebung (Fig. 100), welche als Antennenanlage die Stelle des Antennensegmentes bezeichnet. Sie tritt immer etwas hinter der Vorderdarmeinsenkung auf.

Nahe dem Vorderende des Embryo erhebt sich aus dem Ectoderm ziemlich steil eine Falte, deren beide Enden, in schräg nach hinten gerichtete

Ectodermwülste auslaufend, das Keimfeld des V. Ent. K. umfassen. Der thätige Theil desselben ist auf den mittleren, noch aus Blastoderm bestehenden Abschnitt des Bodens und auf die Rückwand der von der Falte umschlossenen Vertiefung beschränkt. Schon vor der Erhebung der Falte befand sich in dem Wucherfelde eine schmale mediane Einsenkung, diese wird zum Theil mit in die Vorderdarmdelle einbezogen; letztere ist meistens kürzer und breiter als die erstere, zuweilen aber noch in späterer Zeit sehr lang und schmal.

Der vordere Theil des Bodens der Vertiefung, Vorder- und Seitenwände bestehen aus Ectoderm und bilden zusammen die Anlage des Vorderdarms (Fig. 54, 62—65, 90—93).

Seitlich von der Vorderdarmfalte, vor der Antennenanlage aber nicht in einer Flucht mit den bisher genannten Segmenten, sondern näher der Mittellinie treten ein Paar kurzer Erhebungen des Ectoderms auf (Fig. XI, u. 62, 63). Das Ectoderm reicht nach vorne nur wenig über die Vorderdarmfalte, nach den Seiten kaum über die Mesodermplatte, nach hinten nicht über den vorderen Abschnitt des H. Ent. K. hinaus; rings geht es — mit Ausnahme der Grenze gegen die noch thätige Wucherstelle des H. Ent. K. — in unregelmässig kugelige und aus diesen in die plattenförmigen Zellen des Blastoderms über, das sich bis auf den ventralen Abschnitt der Seiten und über die Pole des Eies erstreckt. Der Rücken des Eies und die angrenzenden Theile der Seiten sind nackt, der Dotter nur von der Dotterhaut bedeckt.

Der Zusammenhang des Ectoderms mit dem Blastodermrest ist nur von kurzer Dauer. Zunächst erhebt sich am Vorderende an der Grenze von Blastoderm und Ectoderm eine Falte (Fig. 61, 78, 79, 93), welche sich zuerst an der Seite, dann in der Mitte von dem Embryo loslöst. Die Trennung schreitet darauf ohne Faltenbildung an den Seiten nach hinten fort, während am Hinterende eine ähnliche Falte sich erhebt und lostrennt. In dieser Weise scheidet sich das Blastoderm rings von dem Embryo und zieht sich über der Bauchseite desselben zusammen, in der Mitte sich vereinigend, so dass eine muldenförmige Hülle über dem Embryo liegt, die allmählich auch nach dem Rücken zu wächst und sich hier zum Sacke schliesst. Diese Vorgänge vollziehen sich erst in späterer Zeit und es soll die Entwicklung und das weitere Schicksal der Embryonalhülle, welche die

Foeten liefern, in einem besonderen Abschnitte[1]) im Zusammenhang behandelt werden.

Bei etwas älteren Embryonen dieser Periode, deren Oberfläche nun regelmässig segmentirt ist, nimmt die Dicke des Ectoderms in den Metameren von der Mitte nach dem Rande hin nur wenig und gleichmässig ab, natürlich soweit nicht Organanlagen Aenderungen bedingen (z. B. Fig. 51, 66, 68). Die Zwischenräume der Segmente erscheinen als Einsenkungen bei ziemlich unveränderter Form und Höhe der Zellen und ohne scharfe Begrenzung nach vorne und hinten (Fig. 84). Bei weiterer Entwicklung des Ectoderms, mit welcher eine Steigerung der Regelmässigkeit verbunden ist, werden die Zwischenräume enger und schärfer begrenzt, und die Epithelzellen darin verkürzt (Fig. 67, 71, 116). Die Segmente werden somit jetzt nicht mehr allein durch Graben getrennt, deren Wand und Boden unverändertes Ectoderm bildet, sondern auch dadurch, dass in der Sohle des Grabens durch Verkürzung der Ectodermzellen eine bis zum Rande verlaufende Rinne geschaffen wird.

Sowie die Oberfläche des Embryo in gleichartige Metameren getrennt ist, zeigt sich, wie erwähnt, auch schon eine Unterbrechung dieser Regelmässigkeit in der Kiefer-Brustgegend. Das dritte Kiefersegment bildet mit dem ersten und zweiten Brustsegment eine zusammenhängende Platte, in welcher eine Grenze zwischen den beiden Brustsegmenten kaum angedeutet ist. Zwischen dem dritten Kiefer- und ersten Brustsegment, welche gewöhnlich beide auffallend schmal sind, tritt mit Beendigung der Segmentirung oder etwas später eine breite Vertiefung auf, welche sich von den übrigen Zwischenräumen der Segmente deutlich unterscheidet. Nicht nur breiter, sondern bald auch tiefer als diese erstreckt sie sich nach kurzer Zeit nicht ganz soweit gegen den Rand des Embryo hin, so dass hier die beiden Segmente nicht vollständig oder nur durch eine sehr flache Einsenkung getrennt sind (Fig. XIII u. XV). Auch darin ist dieser Intersegmentalraum von den anderen verschieden, dass seine Ränder, namentlich der hintere, wulstig erscheinen (Fig. 53, 83, 84, 96—98).

[1]) Anmerkung des Herausgebers. Dieser Abschnitt ist von Carrière nicht begonnen worden.

Aus der Einsenkung geht die Anlage der **Spinndrüse** (Hinterkieferdrüse) der Larve hervor.

Die Spinndrüse ist nächst der Vorderdarmfalte dasjenige Organ, welches am frühzeitigsten auftritt, zuweilen noch während am Hinterende die Mittelplatte ganz oberflächlich liegt, wenn nur das Vorderende schon ganz regelmässig gestaltet ist. So bei dem Embryo der Fig. 50, wo der Zwischenraum des dritten Kiefer- und ersten Brustsegmentes schon alle Eigenschaften aufweist, die ihn bei älteren Embryonen kennzeichnen.

Nur ein Theil des Intersegmentalraumes geht in die Anlage der Spinndrüse ein. Anfangs ist er gleich den andern Zwischenräumen ein ziemlich flacher Graben; wenn aber an diesen die erwähnten Veränderungen vorgehen, indem sie sich verengen und ihr Epithel sich verkürzt, dann tritt der Unterschied deutlich hervor. Der Zwischenraum des dritten Kiefer- und ersten Brustsegmentes bleibt breiter, vertieft sich stärker und sein Epithel bewahrt die ursprüngliche Grösse. Fig. 69 zeigt einen Querschnitt dieser Stelle und Fig. 67 zum Vergleich einen Schnitt durch den Zwischenraum des Vorder- und Mittelkiefersegmentes desselben Embryo.

Die Spinndrüsenanlage bekommt schärfere Umrisse, indem sie sich etwas verengt, vertieft und zugleich entschiedener auf die mediane Hälfte des Intersegmentalraumes beschränkt, während der seitliche Abschnitt sich unter Verkürzung seines Epithels etwas gegen die Oberfläche erhebt (Fig. 72, 83, 84, 96—98). Sie erscheint nun als ein in den Intersegmentalraum eingesenkter Trog mit flachem Boden, dessen Wände zugleich diejenigen des Intersegmentalraumes sind. Seine Vorderwand gehört dem Hinterkiefer-, seine Rückwand dem ersten Brustsegment an, sein leicht gewölbter Rand tritt bei der Oberflächenansicht des Embryo sehr deutlich als ein elliptischer Wulst hervor, dessen hinterer Rand etwas kräftiger ist als der vordere. An Umfang abnehmend, verschiebt er sich allmählich etwas nach vorwärts und nach der Mittellinie zu, während aus der Rückwand und dem Boden des Troges sich zuerst ein kleines, nach hinten gerichtetes Säckchen und aus diesem ein langer, anfangs gerader, schliesslich vielfach geschlängelter Schlauch entwickelt. Diese Vorgänge sind mit aller Bequemlichkeit an dem unverletzten Embryo zu verfolgen, wie die Betrachtung der Abbildungen von XIII, XV ff. zeigt. Einzelheiten aus der Zeit der Entstehung dieser

Drüse, über welche nur Schnitte Auskunft geben, werde ich besprechen[1]) wenn ich die Aenderungen darzulegen habe, welche in den Beziehungen der Spinndrüse zu den beiden Segmenten eintreten und mit einer Verschiebung der Drüsenmündungen an die innere Seite der Hinterkiefer und ihrer Verschmelzung zu einer medianen Oeffnung endigen.

Der vordere Entodermkeim stellt, wie beschrieben, während der Zeit seiner hauptsächlichen Entwicklung eine über die Oberfläche des Eies hervor und in den Dotter hineinragende geschlossene Masse sich lebhaft vermehrender Zellen dar. In der Oberfläche des Entodermkeimes, dem Keimfeld, geht allmählich das Blastoderm in Ectoderm über und zwar im Anschluss an das schon vorhandene Ectoderm vom Vorder- und Seitenrande des Embryo her. Während noch median ein schmaler Streif wuchernden Blastoderms vorhanden ist, beginnt über dem vorderen Entodermkeim die Einsenkung des Vorderdarms, mit welcher der Blastodermstreif so in die Tiefe sinkt, dass er ihren Boden und die Rückwand bildet (Fig. 49). Die mit dem Aufhören der Wucherung vorschreitende Ectodermbildung beschränkt die Blastodermstelle bald auf den hinteren Abschnitt des Bodens und die Rückwand (Fig. 54, 65, 90—92), wo noch längere Zeit (bis nach dem Auftreten der Stigmen) der Entodermkeim mit der Oberfläche in Verbindung bleibt.

Während dieses Vorganges hat die Wanderung der Entodermzellen begonnen; in dünner einschichtiger Lage schieben sie sich einzeln nach der Spitze und beiden Seiten des Eies hin und rücken zwischen Blastoderm und Dotter sowohl nach vorne als seitwärts ein wenig aus dem Bereich des Ectoderms heraus (Fig. 46 u. 47). Etwas später sammeln sie sich für eine Zeit lang zum Theil in dem Raum zwischen dem Vorderrand des Ectoderms, dem Dotter und dem Anfang der Embryonalhülle zu einer dickeren Schicht (Querwulst) an, die durch eine einfache Lage von Zellen mit der Hauptmasse verbunden bleibt (Fig. 54, 61, 79, 82, 90—100). Nach hinten zu dringen die Entodermzellen zunächst nur wenig vor, da ihnen hier das Mesoderm entgegensteht.

Der vordere Mesodermabschnitt — man könnte ihn als Kopf-

[1]) Anmerkung des Herausgebers. Das ist nicht mehr geschehen.

mesoderm dem Rumpfmesoderm gegenüber stellen — erstreckt sich von dem Anfang des Vorderkiefersegmentes bis gegen das Ende des Mittelkiefersegmentes. Schon bei seiner ersten Anlage am Vorderrande dick, nach hinten zu dünner, setzt er sich später als keilförmige Masse von der dickeren Platte des Rumpfmesoderms so weit ab, dass zeitweilig nur einzelne Zellen den Zusammenhang zwischen beiden Abschnitten des Mesoderms vermitteln. Nach vorne nimmt er in der Mitte bis zu seinem Zusammentreffen mit dem Entodermkeim gleichmässig an Dicke zu (Fig. 54, 66, 67, 91—93. Die seitlichen Abschnitte des Kopfmesoderms sind dünner, zeigen aber unter den Segmenten Anhäufungen von Zellen, deren vorderste und bedeutendste unter dem Vorderkiefersegment liegt und hier, gegen die Entodermzellen scharf abgesetzt, mit diesen sich berührt (Fig. 78, 98, 99). Die Mesodermröhren sind auf das Rumpfmesoderm beschränkt; in den Seitentheilen des Kopfmesoderms ordnen sich zwar die Zellen im Anschluss an die Röhren zu zwei Schichten an, doch ohne durch festeres Gefüge oder Form sich von benachbarten Zellen zu unterscheiden (Fig. 66—68). Die Erscheinung, dass in dem vorderen Mesodermabschnitt keine Röhren gebildet werden und dass die Zellen desselben viel früher ihre Form ändern und zu Spindelzellen auswachsen als die des Rumpfmesoderms ist wohl auf den Umstand zurückzuführen, dass das Kopfmesoderm, zum grossen Theil nur vorübergehend, an dieser Stelle angesammelt wird, an anderen Stellen aber zur Verwendung kommt. Es bildet ja die zunächst unter den zwei Segmenten abgelagerte Masse den Vorrath für alle mesodermalen Gewebe des künftigen Kopfes, und sehr bald beginnen ihre Zellen sich nach vorne zu verschieben.

In der Mitte findet das Mesoderm, welches entgegengesetzt wie das Entoderm, von hinten nach vorne unter die noch mesodermlosen Theile des Embryo vorzudringen strebt, Widerstand an dem mit der Oberfläche noch zusammenhängenden Entodermzapfen. Dagegegen hat es zu beiden Seiten desselben freiere Bahn und schiebt hier bei weiterem Wachsthum zwischen Ectoderm und Entoderm je einen zungenförmigen Ausläufer vor, die vorne ganz fein, sich nach hinten zu verbreitern und verdicken. Beide zusammen mit dem Mittelstück umfassen so den Entodermzapfen wie ein Stiefelknecht den Absatz eines Stiefels (Fig. 65, 79, 94—97). —

Der hintere Entodermkeim zeigt bei seiner weiteren Ausbildung

einfachere Verhältnisse als der vordere, insofern keine Faltenbildungen und Einsenkungen des Ectoderms störend dazwischen kommen.

Wie die Abbildungen XI und XII zeigen und ich früher erwähnte, geht auch hier die Umwandlung der oberflächlichen Blastodermschicht in Ectoderm selbstständig von dem Rande nach der Mitte zu vor sich. Während das Ectoderm des Endsegmentes den Zusammenhang mit dem Seitenplatten-Ectoderm bewahrt, nähert es sich aber schneller als dieses der Mittellinie (Fig. 55—57). Dabei ist hervorzuheben, dass zunächst nur über dem vorderen Abschnitte des H. Ent. K. Ectoderm gebildet wird, die Oberfläche des hinteren Theiles aber noch längere Zeit aus Blastoderm besteht und von hier aus auch noch Entodermzellen abgestossen werden. Dieser bildet also ein thätiges Wucherfeld, während der vordere Abschnitt schon von der Oberfläche getrennt ist. Die Linie, auf welcher das Ectoderm in das Blastoderm übergeht, ist bei ganzen Embryonen wie bei Schnitten durch eine deutliche Kante bezeichnet, die besonders anfangs scharf hervortritt (Fig. 55—57, 80, 81, 86—88) und den Hinterrand des 11. Hinterleibsegmentes sowie der ganzen Embryonal-Anlage bezeichnet. Mit Beendigung der Keimbildung verwandelt sich die oberflächliche Schicht des hinteren Abschnittes nicht in Ectoderm, sondern die kugeligen Zellen platten sich ab und trennen sich als eine dünne Blastodermmembran von dem Entodermkeim. Diese frei gespannte Membran, welche seitlich und hinten mit dem Blastoderm des Hinterendes und der Seiten, vorne mit dem Hinterrande des Ectoderms zusammenhängt, wird zu der hinteren Keimhüllenfalte.

Gleich dem vordersten Abschnitt des Entoderms liegt nun auch der hinterste frei zwischen Dotter und Keimhülle; die Art aber, wie sich diese Beziehungen der gegenseitigen Lage gestalteten, ist in beiden Fällen eine verschiedene gewesen.

Wie ich hier vorgreifend bemerken will, beginnt, nachdem sich das Blastoderm rings von dem ganzen Embryo losgelöst und zur Keimhülle erhoben hat, die Umwachsung des Dotters durch das Ectoderm. Dabei flachen sich die Zellen des Randes ab und schieben sich als sehr dünne Schollen über den Dotter und die auf demselben frei liegenden Theile der Entodermkeime hin.

Der hintere Entodermkeim, nun ganz von seinem Mutterboden losgelöst,

erfüllt einen grossen Theil des hinteren Endes als eine dicke, aussen abgerundete und von Ectoderm und Blastoderm, innen vom Dotter begrenzte Masse einzelner Zellen. Ihr Volumen ist wohl bei den einzelnen Individuen nur wenig verschieden und es ist anzunehmen, dass dasselbe in einem bestimmten Verhältnisse zur Grösse des Eies steht; ihre Form aber ändert sich, je nachdem sie einen grösseren oder geringeren Theil des Eies einnimmt. Fig. 76 giebt einen Querschnitt durch die Mitte des mächtigsten hinteren Entodermkeimes, den ich antraf.

Noch ehe sich die Einfaltung der Mittelplatte am Hinterende vollzogen hat, schieben sich aus beiden Seiten des hinteren Entodermkeimes Zellmassen nach vorne, welche nahe ihrem Ursprung sehr dick und breit (Fig. 58, 75), nach vorne zu immer schmäler und dünner werden (Fig. 74, 77, 83, 84). Diese beiden mächtigen Seitenleisten des H. Ent. K. bahnen sich ihren Weg nicht unter dem Mesoderm (zwischen diesem und dem Dotter), sondern neben demselben, zwischen dem Dotter und dem Blastoderm; nur nahe ihrem Ursprung kommen sie zum Theil noch unter das Ectoderm zu liegen. Indem diese dicken Leisten sich nach vorne verschieben und etwas nach dem Rücken zu ausdehnen, verflachen sie sich und bilden zwei breite Platten, die Anfangs aus zwei, später aus einer Zellschicht bestehen. Form und Wachsthum derselben sind an den gefärbten Präparaten ganzer Embryone in bester Weise zu verfolgen, ihr innerer Rand liegt neben den Mesodermröhren, ihr äusserer läuft diesem parallel (Fig. XVIII, XXII, XXIV, XXV, XXVII, XXVIII).

Auch über den hinteren Pol des Dotters schiebt sich von der Hauptmasse aus ein Theil der Entodermzellen in einfacher Schicht hin.

Die Entwicklung der Seitenleisten des vorderen Entodermkeimes lässt sich gleichfalls an den ganzen Embryonen verfolgen. Beide Plattenpaare beschränken sich in ihrer Ausdehnung auf die Seiten des Eies bis sie in dem vorderen Abschnitte des Embryo, ungefähr in der Gegend des dritten Brustsegmentes zusammentreffen (Fig. XXVIII). Die Anlage des Mitteldarmes besteht nun aus zwei Entodermbändern, welche die Seiten des Embryo bedecken und an beiden Enden des Eies durch breitere, die Pole des Dotters schalenartig umfassende Querstücke verbunden sind, während sie Bauch- und Rückenseite frei lassen. Diese Bewegung des Entoderm

geht langsam vor sich, so dass zur Zeit der Vereinigung der beiden u förmigen Anlagen die übrige Entwicklung des Embryo schon weit vorgeschritten ist; seine Stigmen sind eng geworden, die Kiefer sind aufgetreten, der After ist gebildet. Der weitere Ausbau des Mitteldarmes erfolgt in der Weise, dass sich die Entodermbänder zuerst über die Rückenseite, dann über die Bauchseite des Dotters ausdehnen und jeweils zusammenschliessen. Diese Vorgänge und die dabei erfolgende Betheiligung des Mesoderms zur Muskelschicht des Darmes wird an späterer Stelle näher zu beschreiben sein.[1])

Die Verhältnisse des Endabschnittes der Mittelplatte und seine Beziehungen zu dem hinteren Entodermkeim wurden schon bei dem allgemeinen Ueberblick gestreift, sie sind im Vergleich mit denen des Kopfmesoderms sehr einfacher Natur. Die Abschnürung verzögert sich hier, bis die Wucherung des hinteren Entodermkeimes beendigt ist, das Rumpfmesoderm bildet trotzdem bis an das Hinterende eine einheitliche Masse und die Mesodermröhren setzen sich aus dem älteren Theil unmittelbar in den jüngeren fort. Nur im Mesoderm des 10. Hinterleibsegmentes fehlen sie wie in dem Kopfmesoderm und wohl aus dem gleichen Grunde, so dass man es desshalb als Endabschnitt dem Kopfmesoderm gegenüberstellen könnte; doch steht im übrigen das Mesoderm des 10. Hinterleibssegmentes mit dem vorhergehenden in innigem Zusammenhang.

Der Hinterrand des Mesoderm-Endabschnittes ist bogenförmig gestaltet, so dass sein mittlerer Theil am weitesten nach hinten reicht; entgegengesetzt gekrümmt ist der Vorderrand des hinteren Entodermkeimes in seiner frühesten Zeit, so dass beide Anlagen sich in der Mitte berühren, nach den Seiten zu von einander entfernen. Beide Zellmassen suchen bei weiterem Wachsthum gegen einander vorzudringen. In der Mitte, wo beide Anlagen sich nicht ausweichen können, schiebt sich der mächtigere Entodermkeim etwas unter das Endmesoderm, ohne weiter vorzudringen. Das Mesoderm seinerseits zeigt hier eine bedeutende und engbegrenzte Anschwellung, während seine Seitentheile aus wenigen, stellenweise nur aus zwei Zellschichten bestehen (Fig. 55—57, 73—75, 88, 89). Die losen, kugeligen Zellen beider Keime werden an den Berührungsstellen zeitweilig so eng an- und ineinander

[1]) Anmerkung des Herausgebers. Von Carrière nicht mehr geschehen.

gepresst, dass man an Querschnitten natürlich oft ausser Stand ist, eine Grenze zwischen Entoderm und Mesoderm zu bezeichnen. Dagegen ist das immer, und zwar ohne Schwierigkeit möglich, wenn man an sagittalen Schnittreihen vom Rande nach der Mitte zu das allmähliche Vordringen und Anschwellen des Mesodermendes verfolgt (Fig. 80, 81, 85—89).

Wenn sich die mittlere Masse des Entodermkeimes bei Abgabe der Seitenleisten verringert, weicht sie etwas zurück und es besteht nun auch wieder median eine deutliche Grenze zwischen Entoderm und Mesoderm, dem Zwischenraume des 10. und 11. Hinterleibsegmentes entsprechend. Ehe der Entodermkeim die Seitenleisten aussendet, sind die seitlichen Abschnitte des Mesoderms und Entoderms von einander entfernt. Sowie aber die Leisten vordringen, treffen sich beide Keimschichten zuerst seitlich der medianen Mesodermverdickung und hier schiebt sich die dünnere Mesodermplatte zwischen Entoderm und Ectoderm ein, während sich die Seitentheile beider Keime noch nicht berühren. Der Hinterrand des Mesoderms (das Endmesoderm) verdickt sich jetzt auch seitlich der Mitte, soweit er zwischen Entoderm und Ectoderm eingekeilt ist (Fig. 87—89), am Seitenrande kommt es nur zur gegenseitigen Berührung (Fig. 85, 86), ein weiteres Vordringen des Entoderms unter die Mesodermplatte findet zunächst nicht statt, dagegen schieben sich, wie beschrieben, die Entodermleisten mit Umgehung der Mesodermplatte seitlich von den Mesodermröhren nach vorne.

In dem **hinteren Mesodermabschnitt**, Rumpfmesoderm, also den 14 Segmenten vom Mittelkiefersegment bis zum 10. Hinterleibsegment einschliesslich, sind während dieser Vorgänge am Vorder- und Hinterende zwei auffallende Veränderungen zu bemerken, die in den Anfang der Zeit fallende Ausbildung der Mesodermröhren und die gegen Ende derselben auftretende Anlage der Fortpflanzungsorgane.

Wenn am Hinterende die Einfaltung kaum begonnen hat und die Mittelplatte zum grössten Theil noch frei liegt (Fig. 51 u. 52), zeigen sich schon in dem von der Oberfläche abgeschnürten Vorderende die **Mesodermröhren**. Manchmal lässt sich, wie früher erwähnt, im Seitenrande des Mesodermkeimes die Grenze der Mittelplatte und des unteren Blattes der sich darüber legenden Falte vollkommen verfolgen (am besten gewöhnlich bei der verspäteten Einfaltung am Hinterende, Fig. 73), oft wird sie durch

geringfügige Verschiebungen einzelner Zellen verwischt. An der Stelle aber, an welcher diese Grenze — immer während der ersten Zeit, häufig bis zum Schlusse der Abschnürung — im Seitenrande zu bemerken war, treten die Zellen der tieferen und höheren Schicht wieder etwas auseinander, nehmen kubische oder prismatische Formen an und reihen sich dabei epithelial neben einander. So bildet sich beiderseits ein platter Schlauch, der vom Mittelkiefersegment nach hinten nicht ganz bis zu der noch offenen Strecke der Mittelplatte reicht. Dabei wechseln in bestimmter Weise breitere und schmalere Stellen, so dass flache, breitere und längere Säcke, welche je einem Segment angehören, durch kurze und enge intersegmentale Röhren verbunden werden (Fig. 68—71, 83, 101—103, 116). Die Mesodermschläuche erstrecken sich mit dem Fortschreiten der Einfaltung immer weiter nach hinten, treten in den letzten Abschnitten schon auf, ehe die Abschnürung der Mittelplatte vollendet ist und endigen vor dem 10. Hinterleibsegment, im ganzen also 13 Segmenten angehörend, dem Mittelkiefersegment allerdings nur zum Theil (Fig. 71). Unter diesem stösst der Mesodermschlauch mit dem Kopfmesoderm zusammen.

Die Segmentirung des Mesoderms entspricht nur Anfangs der des Ectoderms, dann treten Verschiebungen ein, so dass die Mesodermsäcke zum Theil noch unter die Zwischenräume der Ectodermsegmente zu liegen kommen (Fig. 70, 71, 116). Die Breite der Säcke nimmt, wie schon die letztere Abbildung zeigt, bei der weiteren Entwicklung noch etwas zu, so dass sie sich bis nahe an die Mittellinie erstrecken. Später erreichen sie dieselbe und indem sie sich gleichzeitig erweitern, werden Veränderungen eingeleitet, die zu ihrer Auflösung führen.

Die Anlagen der **Geschlechtsorgane** treten zuerst bei Embryonen ungefähr gleich Abbildung XIII oder etwas jüngeren deutlich hervor. Es ist ja möglich, dass schon zu früherer Zeit, also bei dem ersten Auftreten der Mesodermschläuche, Fortpflanzungszellen sich von den übrigen Mesodermzellen unterscheiden; ich konnte sie aber nie früher mit Sicherheit als solche ansprechen, als bis sie durch ihre Vergrösserung und Trennung von den benachbarten Zellen bestimmte Veränderungen hervorriefen. Immerhin sind bei *Chalicodoma* die Geschlechtszellen erkennbar, kurz nachdem die Mesodermröhren sich in den betreffenden Segmenten gebildet

haben und ehe das Hinterende der Mittelplatte abgeschnürt ist, also recht frühzeitig.

In der dorsalen Wand der Mesodermsäcke des 3., 4. und. 5. Hinterleibsegmentes,[1]) etwas von dem äusseren Rand entfernt, vergrössern und vermehren sich einige Zellen und neigen sich mit ihren inneren Enden einem gemeinsamen Mittelpunkt zu (Fig. 101—103, 104—108), so dass ein kleiner eiförmiger Körper entsteht, der sich zunächst nur unvollkommen, später deutlicher von den benachbarten Zellen abgrenzt. Sowie die junge Geschlechtsanlage sich soweit herausgebildet hat, ragt sie gegen den Dotter zu nicht unbedeutend über die dorsale Fläche des Mesodermsackes hervor, während sie zugleich den Innenraum desselben fast ganz ausfüllt. Der äussere seitliche Theil des Sackes bleibt unverändert erhalten (Fig. 109—115, 116—121, 123).

Die Anlagen erscheinen zwar gleichzeitig auf beiden Seiten, aber nicht in den drei Segmenten. Zuerst ist gewöhnlich die Geschlechtsanlage des 3. Hinterleibsegmentes zu erkennen, erst später wachsen die der folgenden Segmente heran; manchmal ist anfangs die hinterste Anlage am stärksten, die mittlere kaum, die vordere schwach entwickelt. Häufig scheint die mittlere Anlage später und weniger stark aufzutreten als die beiden anderen, und in der Regel liegt sie nicht in gleicher Linie mit diesen, so dass ein Sagittalschnitt durch die Mitte der ersten und dritten die zweite nur streift (Fig. 123).

Bei weiterem Wachsthum vermehren und verkleinern sich die Zellen der Genitalanlagen und jede tritt deutlich als ein dickes Ellipsoid hervor, das aus einer grossen Anzahl unter sich gleicher kleinerer Zellen besteht und von dem früher so auffallenden Unterschied in der Grösse derselben keine Spur mehr zeigt.

Wenn ich nach den Präparaten einer Reihe, deren meiste Schnitte leider bei dem Einlacken zerbrachen, urtheilen darf, so würde an der Bildung der Genitalzellen nicht nur die dorsale, sondern auch die ventrale Wand betheiligt sein (Fig. 122).

[1]) Anmerkung des Herausgebers. Früher (1890) hat Carrière irrthümlich das 5. und 6. Hinterleibsegment als Sitz der Anlagen der Geschlechtsorgane angegeben (ibd. p. 159).

c. Bemerkungen über die Bildung des Mesoderms und Entoderms bei anderen Insecten.

Die Untersuchung von *Chalicodoma* hat mit aller nur wünschenswerthen Klarheit gezeigt, dass hier

1) das Mesoderm durch Einfaltung und Abschnürung einer Blastodermplatte entsteht, das Entoderm durch Wucherung von Blastodermlnseln aus, welche oberflächlich liegen bleiben;

2) das Entoderm unabhängig von dem Mesoderm und ohne unmittelbaren Zusammenhang mit demselben vor und hinter der Mittelplatte einwuchert;

3) dass die Oberfläche der Keimfelder sich in Ectoderm umwandelt, in welches sich Vorder- und Enddarm einsenken, ersterer vor, letzterer nach Abschluss der Entodermbildung;

4) dass die Seitenleisten (Schenkel) der Entodermanlagen sich ausserhalb des Mesoderms nach vorne und hinten auswachsend schieben.

Schliesslich darf auch nicht unberücksichtigt bleiben, dass der Embryo (Keimstreif) sich nur auf einer Längsseite des Eies entwickelt, ohne sich zeitweilig über den einen oder beide Pole auf die Rückenseite des Eies auszudehnen.

Bei *Chalicodoma* fehlen also alle Eigenheiten, welche in den anderen bisher beobachteten Fällen die Untersuchung der Entwicklung einzelner Organe erschweren oder trüben können und welche als Ursachen der Unsicherheit und Verschiedenartigkeit der Ansichten über die Herkunft des Mitteldarms gelten müssen.

Es ist gewiss eigenthümlich, dass uns diese Klarheit, diese günstige Zergliederung der Entwicklungsvorgänge nicht bei den Insecten entgegentritt, welche wir zu den ältesten und niedrigsten zu rechnen gewöhnt sind, sondern bei dem Vertreter einer Gruppe, welche wir für höher entwickelt und weniger ursprünglich halten; für unseren Zweck ist das aber von keiner Bedeutung. Ebenso gleichgültig kann dafür die Frage sein, ob die Klärung der Vorgänge dadurch erfolgt, dass noch keine Begleiterscheinungen aufgetreten sind, die den Einblick stören könnten oder dadurch, dass diese vielleicht im Laufe der Stammesentwicklung zeitliche Verschiebungen und Rückbildungen der Art erlitten haben, dass sie nicht mehr verdunkelnd

einwirken. Letzteres könnte wohl bei *Chalicodoma* der Fall sein, doch will ich mich nicht in Erörterungen nach dieser Richtung hin auf einem unsicheren Boden verlieren.

Dagegen bin ich der Ansicht, dass die hier zusammengestellten Beobachtungen einige sichere Anhaltspunkte für die Beurtheilung und das Verständniss der vorliegenden Untersuchungen über Insectenentwicklung gewähren. Entstehen Mesoderm und Entoderm in einem Falle zeitlich und räumlich getrennt aus dem Blastoderm, in einem zweiten so dicht beisammen, dass beide aus gemeinsamer Quelle oder eines aus dem anderen hervorzugehen scheinen, so ist die Kenntniss der ersteren Erscheinung auf die Deutung der letzteren anzuwenden und unter Umständen für dieselbe maassgebend.

Können die Entodermkeime vor der Einsenkung des Vorder- und Enddarmes gebildet werden, dann ist auch in anderen Fällen ein Zusammenhang dieser Anlagen mit den Keimen kein ursächlicher; er wird dann durch zeitliche Verschiebungen vorgetäuscht, indem ein neuer Vorgang beginnt, ehe sich ein älterer an dieser Stelle ganz abgespielt hat.

Schieben sich hier die Entodermschenkel frei neben den Mesodermröhren vor, dann werden wir nicht ohne sehr überzeugende Beweise zugeben dürfen, dass sie sich dort von denselben abspalteten.

Ich will nun versuchen, die thatsächlichen Befunde, so wie sie sich mir aus dem Text und den Abbildungen der eingehenderen Untersuchungen ergeben, nicht die Ansichten der betreffenden Beobachter, von diesen Gesichtspunkten aus zu betrachten.

Es macht vielleicht den Eindruck einer Unhöflichkeit, wenn ich gerade das, was der Autor von sich zu seinen Beobachtungen dazugiebt, ignorire; doch es liegt mir ferne, durch dieses Vorgehen verletzen zu wollen, denn es bleibt mir kein anderer Weg übrig, wenn es sich darum handelt, eine Uebersicht über eine Reihe von Erscheinungen zu gewinnen, über welche die verschiedensten Ansichten sich kreuzen.

Für die Ableitung des Mesoderms und die Bildung der Mittelplatte finden sich fast durchgängig Darstellungen, welche eine ähnliche oder entsprechende Entwicklung erkennen lassen, so dass ich der früher gegebenen Uebersicht nur wenig zuzufügen habe.

Apis mellifica unterscheidet sich in dem Auftreten der Furchen, der Form und dem Verhalten der Mittelplatte kaum von *Chalicodoma*. Die Angabe Grassi's (1884), dass die Seitenplatten sich längs der Falten von der Mittelplatte loslösen und über dieselbe sich frei fortschiebend in der Mitte vereinigen, also eine Versenkung ohne Einfaltung stattfinde, enthält nichts Unmögliches. Aber mit Rücksicht auf die Vorgänge bei der nahe verwandten *Chalicodoma* bin ich der Ansicht, dass Grassi bei einer Wiederholung der Untersuchung mit heutiger Technik die Mesodermbildung von *Apis* auch in diesem Punkt mit der von *Chalicodoma* übereinstimmen lassen würde.

Bei *Hydrophilus* (Heider 1889) sind die Furchen ebenfalls gradlinig und weichen von Anfang an nach hinten auseinander; eigenthümlich ist der Umstand, dass zuerst ihr vorderer, dann ihr hinterer Abschnitt auftritt, zuletzt der beide verbindende mittlere und damit auch die Mittelplatte in zwei selbstständigen Theilen vom Vorder- und Hinterende her gebildet wird. Noch früher als bei *Chalicodoma* erscheint hier die regelmässige und der späteren Segmentirung entsprechende Querstreifung der Mittel- und Seitenplatten.

Bei *Doryphora decemliniata* (Wheeler 1889) sind die Furchen zuerst bogenförmig, mit den concaven Seiten einander zugewandt, dann strecken sie sich und divergiren etwas nach hinten.

Wie bei *Chalicodoma* ergiebt sich auch bei *Apis, Hydrophilus* und *Doryphora* ein flaschenförmiges Stadium aus dem späteren Schlusse des Hinterendes.

Lina populi und *tremulae* weisen eine schmale Mittelplatte auf, welche von zwei langen, schwach bogenförmigen und mit der convexen Seite einander zugekehrten Falten begrenzt wird. Graber's (1890) Befund, dass die Falten nach hinten convergirten, ist vielleicht durch die Misshandlung der lebend untersuchten Eier veranlasst.

Dies sind bis jetzt die einzigen bekannten Fälle, in welchen der Einfaltung oder Einsenkung einer medianen Rinne eine Mittelplatte vorhergeht und es ist bemerkenswerth, dass sich diese Einrichtung anscheinend spontan bei Vertretern sehr fernstehender Gruppen findet, deren näheren Verwandten sie fehlt. Die einzigen Angaben, welche den zahlreichen

Mittheilungen über die Herkunft des Mesoderms aus einer medianen Blastodermrinne entgegenstehen, sind, wie erwähnt, diejenigen von Tichomiroff (1879, 1882, 1890, 1892), sie beziehen sich auf *Bombyx mori, Calandra granaria* und *Chrysopa* und von Olga Tikhonisona (1892) *Chrysopa perla* und *Pulex serraticeps*. Angesichts der Befunde anderer Autoren bei Lepidopteren und Coleopteren muss man wohl annehmen, dass schwierigere Verhältnisse der Beobachtung der Mesodermbildung hier hinderlich sind und wird mit einer so vollkommen abweichenden und vereinzelten Entstehungsweise des Mesoderms einstweilen auch nicht anders als mit einer Ausnahme rechnen können.

Was das Verhalten des Mesoderms nach der Abschnürung anbetrifft, so wäre die Beobachtung von Heider (1889) hervorzuheben, dass bei *Hydrophilus* (ähnlich wie ich es später bei *Chalicodoma* fand) das Vorderende des Mesoderms sich gabelt und seitlich je eine Zunge zwischen Entodermkeim und Ectoderm vorschiebt, während in der Mitte das Entoderm dem Ectoderm unmittelbar anliegt. Ferner, dass auch hier die Mesodermröhren, welche sich erst spät (nach Auftreten aller Extremitäten, der Stigmen und der Analöffnung) ausbilden, zunächst nur im Hinterleib, dem Brust- und Hinterkiefersegment auftreten, er später im Mittelkiefersegment, nie vor demselben.

Bei *Apis* erscheinen die Mesodermröhren auch ziemlich spät, bei *Melolontha* (Graber 1890) erst nach der medianen Trennung des Mesoderms in zwei Längshälften und bei *Doryphora* zeigen sie sich erst — als flache Säcke —, wenn die Mesodermhälften den Segmenten entsprechend je in eine Reihe viereckiger Kuchen zerlegt sind.

Bei den Musciden (Graber 1889) und *Chironomus* (Ritter 1890) gelangen die Mesodermröhren nicht zur Entwicklung.

Wie früher gesagt, begegnen wir in den neueren Untersuchungen über die Anlage und Herkunft des Mitteldarms fast durchgängig starken Zellwucherungen am Vorder- und Hinterende der Mittelplatte oder Rinne, welche als Anlagen des Entoderms angesehen werden. Nur darüber, wie diese Zellmassen aufzufassen oder woher sie abzuleiten sind, herrschen sehr verschiedene Meinungen. Diese sind aber zum Theil dadurch bedingt, dass einzelne Autoren die Begriffe Blastoderm und Ectoderm oder selbst Mesoderm nicht genügend trennen und sorglos den einen Ausdruck statt des anderen

setzen. Es ist desshalb vielleicht nicht überflüssig daran zu erinnern, dass die drei genannten Zustände nicht nur in der Theorie durch bunte Farben, sondern auch in der Praxis durch Form, Aussehen und gegenseitiges Verhalten der Zellen unterscheidbar sind. Art und Grad der Verschiedenheit wechseln allerdings in den einzelnen Fällen, aber z. B. der ectodermale Boden einer ectodermalen Einsenkung, wie der Spinndrüse oder einer Tracheenanlage, ist in allen mir bekannten Fällen deutlich von einer auch noch so kleinen Blastoderminsel zu unterscheiden, die den Grund eines Ectodermrohres bildet. Darum halte ich es nicht für richtig und zweckmässig, eine im Zusammenhang mit dem Ectoderm befindliche Blastodermstelle früher Ectoderm zu nennen als sie auch wirklich die Eigenschaften desselben aufweist, wenigstens solange wir Werth darauf legen, gewisse Organe in Beziehung zu gewissen Keimschichten zu finden oder zu bringen.

Was nun die genannten Zellhaufen betrifft, so glaube ich als wichtig hervorheben zu müssen, dass sie in einer ganzen Anzahl von Fällen mit Rücksicht auf ihre Entstehungsweise oder ihr Verhalten mit Bestimmtheit in Gegensatz zu dem Abschnitte der Mittelplatte gebracht werden, aus welchem das Mesoderm hervorgeht.

Zuerst wurde von Grassi (1884) darauf aufmerksam gemacht, dass bei *Apis mellifica* in dem vorderen Theil des Eies, auf welchen sich die Furchen nicht erstrecken und vor der Mittelplatte eine Zellmasse nicht gleich der Mittelplatte versenkt (eingefaltet), sondern durch Wucherung von dem oberflächlichen Blastoderm aus gebildet und dann von diesem abgespalten würde. Er nahm sowohl das zeitweise Auftreten einer kleinen medianen Längsfurche wahr, von der die Wucherung ausgeht, als den Zusammenhang der Oberfläche der Keimstelle mit dem umliegenden Ectoderm. Doch bezeichnete er das Keimfeld trotz seiner abweichenden Beschaffenheit als Ectoderm und die vordere Zellmasse trotz ihrer verschiedenen Entstehungsweise als Mesoderm; er beobachtete auch keine Grenze zwischen dieser und dem Mesoderm der Mittelplatte und gesteht ihr den Namen Entoderm erst von dem Augenblick an zu, in dem sie sich zu einer einfachen Zellschicht ausgedehnt hat. Das gleiche gilt für den hinteren Entodermkeim, dessen genauere Entstehung er in Folge der dem Objecte innewohnenden Schwierigkeit nicht verfolgen konnte. Grassi fand ferner, dass der vordere Entodermkeim

den Stoff für das erste, der hintere den für die beiden letzten Drittel des Mitteldarms lieferte, indem die losen Zellen zuerst die beiden Pole des Eies bedeckten und dann von beiden Enden her als zuerst auf dem Rücken geschlossene Rinnen ausserhalb des Mesoderms, zwischen Ectoderm und Dotter, einander entgegen wüchsen.

Fast gleichzeitig mit den Stigmen tritt die Anlage des Vorderdarms, etwas später die des Enddarmes auf, beide also spät und erst nachdem die Entodermkeime schon von der Oberfläche getrennt sind.

Es genügt, wenn wir bei den Angaben über die Entstehung des Entoderms bei *Apis* statt „Ectoderm" Blastoderminsel setzen, wozu die Abbildungen Grassis nicht nur berechtigen, sondern unmittelbar auffordern, um die Uebereinstimmung mit den entsprechenden Vorgängen bei *Chalicodoma* herzustellen. Dass Grassi bei den jüngsten Stadien, die er untersuchte, keine Grenze zwischen dem Mesoderm und den Entodermkeimen auffand, dafür möchte ich den Grund nicht in einem abweichenden Verhalten der Biene, sondern in seinen verhältnissmässig unvollkommenen Methoden suchen.

Bei den übrigen Formen erstrecken sich die Furchen meist soweit vorwärts und rückwärts, dass die Keimstellen des Entoderms noch zwischen sie und in den Bereich der Mittelplatte fallen. Es werden somit nicht nur die hintere beziehungsweise vor den Keimfeldern gelegenen Blastodermflächen, sondern auch die ihnen seitlich benachbarten zum Theil als Mesoderm eingefaltet; die Trennung von Entodermkeim und Mesodermkeim erschwert sich dadurch manchmal, besonders da die Wucherung zuweilen von dem Boden der schon eingesenkten Rinne, scheinbar also vom Mesoderm aus, vorsichgeht. Da aber das Mesoderm am Vorderende weniger mächtig auftritt als am Hinterende, der vordere Entodermkeim also freier liegt als der hintere, wird er von den Autoren seltener mit der Anlage des Mesoderms in Verbindung gebracht; dagegen fällt häufig seine Beziehung zum Vorderdarm auf.

Bei *Doryphora decemlineata* (Wheeler 1889) bildet die leicht vertiefte Keimstelle der vorderen Entodermanlage das vordere Ende der Mittelplatte und ist als gesonderter Theil derselben kenntlich. Von ihr geht eine nicht sehr starke Wucherung aus, die früher als die Einfaltung des Mesoderms beginnt, ungestört von ihr verläuft und vor der Anlage des Vorderdarms

beendet ist. Am Hinterende faltet sich die Mittelplatte ein, während die Entodermbildung noch im Gange ist, die Rinne bleibt aber geöffnet solange jene dauert und das Ectoderm in Zusammenhang mit der proliferirenden Masse. Der Enddarm senkt sich erst nach Schluss der Entodermbildung und der Rinne ein, Wand oder Boden des Vorder- und Enddarmes hängen mit den Entodermanlagen nicht zusammen.

Von den beiden Mitteldarmkeimen schieben sich die seitlichen Schenkel zwischen der dorsalen Wand der Mesodermsäcke und dem Dotter vor- und rückwärts, vereinigen sich nahe der Mitte des Körpers und dehnen sich dann seitlich aus, bis sie als Mitteldarm den Dotter umschliessen.

Wheeler (1889) lässt Entoderm und Mesoderm von derselben Stelle aus auftreten, was bei ihrer verschiedenen Bildungsweise nicht gut möglich scheint; er bezeichnet auch den vorderen Entodermkeim trotz seiner vom Mesoderm unabhängigen, früheren und andersartigen Entstehung als Mesodermverdickung, die vordere und hintere Mesodermbildung aber gleichzeitig als selbständige Keime des Entoderms. Mir scheint, als wäre Wheeler hauptsächlich durch den Mangel an Sagittalschnitten ganz junger Stadien und das ausgesprochene Bestreben, seine Beobachtungen mit denen von Heider (1889) wenigstens einigermassen in Uebereinstimmung zu bringen, veranlasst worden, die Beziehungen zwischen den Entoderm- und Mesodermanlagen so stark hervorzuheben. Meines Erachtens lassen sich seine Präparate und Ergebnisse zwanglos auf eine Herkunft der Entodermkeime von Blastoderminseln deuten; was nach ihrer Ablösung aus der Oberflächenschicht der Keimstellen wird, ob sie mit eingefaltet in den Bereich des Mesoderms geräth oder nicht vielleicht doch in Verbindung mit dem Ectoderm verbleibt und in Beziehung zu dem Vorder- und Enddarm tritt, geht mir aus der werthvollen, aber leider zu kurzen Untersuchung Wheeler's nicht mit Sicherheit hervor. Doch möchte ich mich, abgesehen von dem naheliegenden Vergleich mit vielen anderen Fällen schon desshalb für die letztere Annahme aussprechen, weil der Verschluss der Mundstelle sich bis zur Anlage des Vorderdarms verzögert, also wohl irgend welche Beziehungen zwischen diesen Anlagen vorhanden sind. Ganz klar aber geht aus dieser Arbeit der wichtige Umstand hervor, dass die Entodermleisten trotz ihrer Lage unter den Mesodermröhren in keiner anderen Beziehung zu denselben stehen.

Es ist Heider (1889), dem wir die ausführlichste Darstellung von der Entwicklung eines Insectes verdanken, die schöne Monographie der Embryologie von *Hydrophilus piceus*. Um so mehr ist zu bedauern, dass er, durch ältere Angaben über den Entstehungsort des Entoderms anfänglich irregeführt und diesen — wie wir heute wissen — an falscher Stelle suchend, dem Vorder- und Hinterende jüngster Stadien nicht seine volle Aufmerksamkeit zuwenden konnte. So ermangeln leider die Angaben über die früheste Anlage der Entodermkeime der Sicherheit, mit welcher er über ihre späteren Schicksale Auskunft geben konnte.

Vor dem Theile der Mittelplatte, welcher als dickwandiges Mesodermrohr eingefaltet wird, liegt eine Stelle (rautenförmige Grube) wo die Einstülpung sich erst später anlegt und ein verbreitertes Rohr mit undeutlichem Lumen darstellt. Etwas später finden wir hier eine kleine Zellmasse unter der Oberfläche vor dem Mesoderm und von diesem getrennt; eine grössere unbekannter Herkunft liegt im Hinterende. Wenn dann Vorder- und Enddarm auftreten, liegt die vordere Zellmasse dem eindringenden Vorderdarm, ohne scharfe Grenze gegen diesen, kappenartig auf, die hintere ist gegen den Enddarm medial nicht abgegrenzt, sondern hängt mit dessen Boden zusammen. Beide Entodermkeime werden hufeisenförmig und ihre Schenkel schieben sich (wie bei *Doryphora*) zwischen dem Dotter und der dorsalen Wand der Mesodermröhren nach vorne und hinten. Heider war damals der Ansicht, dass sich die Entodermleisten nicht frei verschöben, sondern von dem Mesodermschlauch abspalteten, mit Ausnahme des 1. bis 3. Hinterleibssegmentes, wo sie sich durch Weiterwachsen von den nächst gelegenen Segmenten aus bildeten, während er später (Korschelt und Heider, Lehrbuch 1891) die Angaben Wheeler's hierüber auch für *Hydrophilus* annahm. Als erste Anlage der Entodermkeime ergaben sich ihm nun im Anschlusse an die Untersuchungen Kowalewsky's und Wheeler's mediane Wucherungen vom Boden der eingesenkten Gastrularinne aus, die durch den später eindringenden Vorder- und Enddarm aus dem seitlich benachbarten Mesoderm herausgestossen werden. Mit dieser Annahme wird aber der Umstand noch nicht erklärt, dass in einzelnen Fällen, und gerade auch bei *Hydrophilus*, der Boden des Vorder- und Enddarmes mit der Entodermmasse zusammenhängt und aus den gleichen polyedrischen Zellen wie diese gebildet wird.

Es entwickeln sich also auch bei *Hydrophilus* die Entodermkeime vor und hinter der zu Mesoderm werdenden Mittelplatte und in anderer Weise als dieses; ehe die Wucherung abgeschlossen ist, senken sich Vorder- und Enddarm ein, ihren Boden bilden die Keimfelder der Entodermanlagen. Von diesen gehen die seitlichen Schenkel aus und verlängern sich zwischen dem Dotter und den Mesodermschläuchen; nach ihrer Vereinigung umwachsen sie den Dotter und schliessen zuerst auf der Bauchseite, später auf dem Rücken zusammen.

Durch verschiedene, zum Theil gleichzeitige Beobachtungen ist die Entstehung des Mitteldarms bei den Muscid en klargestellt (Kowalewsky 1886, Voeltzkow 1889, Graber 1889). Die Einfaltung des Mesoderms und Rinnenbildung würde nach Voeltzkow zuerst wie bei *Hydrophilus* am Vorder- und Hinterende auftreten, dann erst in dem mittleren Theil des Eies. Während Kowalewsky die Lage der Entodermkeime an beiden Enden der Mittelplatte und die von ihnen ausgehende Bildung der Seitenleisten zuerst erkannte, nahm er an, dass die Entodermkeime durch den eindringenden Vorder- und Enddarm aus der Mesodermplatte herausgestossen würden. Die Untersuchungen von Voeltzkow und Graber ergaben aber, dass die Anlage des Mitteldarmes von der des Mesoderms unabhängig am vorderen und hinteren Ende der Rinne aus dem Blastoderm erfolgt. Sie beginnt aber erst verhältnissmässig spät und die Keimstellen werden am Anfang der Wucherung mit dem Vorder- und Enddarm in die Tiefe geschoben; sie bilden dabei eine Seite oder den Boden dieser Darmanlagen und erzeugen je eine mächtige Zellmasse, aus der noch während ihres Zusammenhanges mit der Oberfläche sich die hier sehr dicken, wulstförmigen Seitenleisten hervorstrecken und zwischen Dotter und Mesoderm verschieben.

Graber fand, dass am Enddarm die verdickte ventrale Wand, von der die Wucherung ausgeht, nach Beendigung derselben in gewöhnliches Epithel übergeht; ebenso zweifellos besteht nach seiner Abbildung der Boden der Vorderdarmanlage aus einer blastodermalen Keimstelle des Entoderms.

Nach ihrer Vereinigung verflachen sich die Entodermleisten und umwachsen den Dotter; ihre polaren Verbindungsstücke breiten sich nicht auf der Oberfläche des Dotters, sondern etwas unterhalb derselben uhrglasförmig aus, wie Kowalewsky fand, so dass hier ein kleiner Theil

des Dotters ausserhalb des Darmes liegen bleibt, der später von Mesodermzellen aufgenommen wird.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Melolontha vulgaris* (Graber 1890), wo die Entodermkeime erst spät auftreten und Voeltzkow (1889) mit vollkommener Bestimmtheit ihre vom Mesoderm ganz unabhängige Herkunft aus der blastodermalen Wand des Vorder- und Enddarmes beobachtete. Die zwischen dem Dotter und den Mesodermschläuchen verlaufenden Seitenleisten schliessen nach ihrer Vereinigung und Verbreiterung zuerst auf der Bauchseite, später auf dem Rücken zusammen.

Wie verschieden die Zeit ist, zu welcher die Entodermkeime auftreten, zeigen auch meine (Carrière's) Beobachtungen an Tenebrio molitor und Lina tremulae und populi. Bei dem ersteren Käfer sind während der Einsenkung der Rinne Wucherungen an ihrem Vorder- und Hinterende vorhanden, deren Zellmassen das Mesoderm an Dicke bedeutend übertreffen und welche noch kurze Zeit nach Abschnürung der Rinne mit der Oberfläche zusammenhängen. Vorder- und Enddarm legen sich erst später an. Bei Lina dagegen sind die Entodermkeime erst nach dem Eindringen des Vorder- und Enddarmes zu bemerken. Die Mesodermrinne hört nach Graber (1890) vor der Stelle der künftigen Mundeinsenkung auf, so dass die Einsenkung des Vorderdarms unabhängig von ihr ist.

Diese Angaben über *Chalicodoma, Apis, Musca, Melolontha, Hydrophilus* und *Doryphora* werden genügen, um auch für die weniger genau untersuchten Fälle eine vom Mesoderm unabhängige Entstehung der Entodermkeime glaubhaft zu machen.

Dahin gehören die Mittheilungen von Nusbaum (1888) über *Meloë*, nach welchen der vordere Abschnitt aus einer unpaaren Wucherung vor dem Mesodermrohr, das übrige aus der gemeinsamen Ento-Mesodermmasse entstünde, und zwar aus dem unteren Seitenrand des Mesoderms. Graber (1890) bestreitet das und vermuthet, dass das Entoderm von dem Vorder- und Enddarm ausgehe.

Nach den Abbildungen Nusbaum's würde sowohl am Vorder- als am Hinterende der Rinne eine Einwucherung vom Blastoderm aus stattfinden und zwar hinten bedeutend stärker als vorne.

Phyllodromia germanica, ein sehr schwieriges Object, wurde von Cholodkowsky (1888 und 1891) und Wheeler (1889) untersucht.[1]) Nach den Abbildungen und Angaben des ersteren Autors wuchert der vordere Entodermkeim aus der unteren, blastodermalen Wand des Vorderdarms hervor, während hinten der Enddarm nicht in Verbindung mit dem Mitteldarmkeim steht. Die Seitenstränge verlängern sich beiderseits zwischen Mesoderm und Dotter, verbreitern sich und umwachsen den Darm. Im Gegensatz zu dieser Darstellung steht allerdings die Ansicht Cholodkowsky's, dass das blinde Ende des Vorder- und Enddarmes ein Häufchen von Zellen aus dem Ento-Mesoderm ablöse und vor sich her schiebe. Wheeler blieb die anfängliche Bildung des Entoderms bei *Phyllodromia* unbekannt, doch ist er der Ansicht, dass es nicht aus der inneren Wand des splanchnischen Blattes des Mesoderms stamme.

Bei den *Aphiden* bestehen nach Will (1883 und 1888) Beziehungen zwischen Vorder- und Enddarm und den Anlagen des Mitteldarms, indem an ihren blinden Enden die Entodermzellen sichtbar werden. Auch Witlaczil's (1884) Angaben von der ectodermalen Entstehung des Mitteldarms lassen sich hierauf deuten.

Bei *Stenobothrus* beobachtete Graber (1890), dass die Anlage des Vorderdarms wie bei *Lina* unabhängig von der Mesodermrinne sei; aus der Hinterwand des Vorderdarmes wie aus der Vorderwand des Enddarmsäckchens wuchern flächenhafte Bildungen, Entodermplatten. Erst kurz vor dem Ausschlüpfen des Embryo verbreitet sich von ihnen aus das Mitteldarmepithel über den Dotter, zwischen diesem und dem schon gebildeten Darmmuskelsack. Aehnlich verhält es sich nach Graber (1889 und 1890) bei *Gryllotalpa*, *Oecanthus* und *Mantis*.

Bei *Bombyx mori* und bei *Hylotoma* fand Graber (1890), dass zuerst der vordere, dann der hintere Entodermkeim auftrete; beide Keime konnte er auch bei *Pieris* und *Gastropacha* erkennen.

In seiner Abhandlung zur Entwicklung der Keimblätter bei den Insecten über *Calandra granaria* vertritt Tichomiroff (1892), wie erwähnt, fast unverändert seine Anschauungen über *Bombyx mori* aus dem Jahre 1882.

[1]) Anmerkung des Herausgebers. Vgl. besonders Heymons (1895).

Ich halte es für angemessen, dieselben hier etwas ausführlicher wiederzugeben, denn: „audiatur et altera pars.“ Am Ende der Eitheilung besteht ein Ectoderm und ein aus dem Syncytium der Dotterzellen gebildetes Entoderm. Das Gastrulastadium kommt zu Stande, indem beide Keimblätter durch Bildung eines Blastoporus, der Primitivrinne, in Zusammenhang treten. Diese, schwach ausgeprägt, wandelt sich in kein Rohr um, ist anfangs seicht, später tief und so schmal, dass sie auf Querschnitten schwer, ja oft gar nicht sichtbar ist. An der Stelle des späteren Oesophagus ist die Primitivrinne nicht als Furche, sondern als sehr breite Platte mit aufgeworfenen Rändern vorhanden, so dass der Vorderdarm nichts anderes ist als ein anfangs sehr stark verbreiteter Theil der Primitivrinne. Die Furchungselemente (Dotterzellen) wandern zum Theil gegen die Primitivrinne hin; indem sie sich dann vom Dotter abgrenzen und in selbständige Zellen umwandeln, entsteht das Mesoderm. Zu den Mesodermzellen treten später noch andere sich aus dem „Syncytium“ loslösende Zellen, die sich zu Phagocyten ausgebildet hatten und aus welchen Fett-, Blut-, Bindgewebe und Genitalzellen hervorgehen. Unter diese Masse lagern sich mehr epithelial neue Furchungselemente an, die auch umliegend in die Somitenhöhlen eindringen; aus letzterem Theil entsteht hauptsächlich der Fettkörper. Aus dem unter dem splanchnischen Blatt bleibenden epithelialen Rest bildet sich der Mitteldarm.

Das Schema, welches Tichomiroff für die ganze Insectenklasse aufstellt, lautet: Die Periode der Primitivrinnenbildung stellt das Stadium einer Gastrula mit einschichtigem Ectoderm und compacten Entoderm dar. Die Primitivrinne selbst ist der ectodermale Blastoporus. Die erste Absonderung selbständiger Zellen aus dem „Syncytium“ findet in der Gegend des Blastoporus statt, die Zellen wandeln sich sofort grösstentheils in Mesodermzellen um, wobei die Mesodermmasse mehr oder weniger durch die Zellen der Blastoporuslippen vergrössert wird. Im Laufe der weiteren Entwicklung tritt eine Absonderung selbständiger Entodermzellen auch in den übrigen Theilen des Eies auf, wo sie ordnungslos zerstreut bleiben und nur in der Gegend des künftigen Mitteldarms sich epithelial anordnen. Die Ueberbleibsel der primären Gastralhöhle der Insecten stellen wahrscheinlich die Mitteldarm-, die Somiten- und die Gefässsystem-Höhlen vor.

Mir ist es unmöglich, aus den von Tichomiroff vorgelegten Abbildungen auch nur entfernt ähnliche Schlüsse zu ziehen, wie er es vermochte.

Der Weg durch diesen Abschnitt war vielleicht etwas holperig; ich glaube aber, dass der Leser, welcher mir trotzdem gefolgt ist, meine auf Grund derselben einleitend gegebene Darstellung von der Entwicklung des Mitteldarms bei den Insecten anerkennen wird, ich meine, zugestehen wird, dass sie dem gegenwärtigen Stand unseres Wissens entspricht.[1])

In meiner Schilderung kam ich von dem Anfang der Eitheilung bis zur Bildung des Mitteldarms kein einziges Mal in die Lage, das Wort Gastrula gebrauchen zu müssen und ich glaube kaum, dass es vermisst worden ist. Unsere Kenntnisse über die frühen Entwicklungsvorgänge bei den Insecten sind noch so ungemein lückenhaft, wir selbst noch so unfähig, das Wesentliche von dem Gleichgiltigen zu unterscheiden, dass Betrachtungen über die Gastrulation der Insecten und ihre Beziehungen zu Gastrula und Coelom der Würmer u. s. w. nur mehr oder weniger geistreiche Gedankenspiele darstellen können, die im besten Fall den Autor für kurze Zeit zu befriedigen vermögen. Auch ich konnte nur wenig zur Erweiterung unseres Wissens in dieser Richtung beitragen, bemühte mich aber, seine Lücken aufzudecken und zugänglich zu machen.

Nach Carrière's eigener Angabe beendigt am 4. März 1893.

[1]) Anmerkung des Herausgebers. Man vgl. zur Ergänzung Heymons (1895).

II. Theil.

Segmentirung — Extremitäten — Imaginalscheiben — Stigmen, Tracheen, Spinndrüsen, Tentorium, Flexor mandibulae — Darmtractus und Malpyghische Gefässe — Nervensystem — Coelom — definitive Leibeshöhle — Muskulatur — Fettkörper — Rückengefäss — Geschlechtsorgane — Embryonalhülle.

Nach conservirtem und theilweis microtomirtem Material unter Benutzung handschriftlicher Notizen und Skizzen von Justus Carrière

von

Otto Bürger.

Capitel V.

Segmentirung.

1) Rumpf.

a) Beobachtungen bei Chalicodoma.

Die Segmentirung macht sich am Keimstreifen von *Chalicodoma* ausserordentlich früh, nämlich mit Beginn der Versenkung der Mittelplatte (Gastrulation) geltend. In der Regel befindet sich der Keimstreifen im „flaschenförmigen" Stadium (Fig. V, VII, IX); verspätet sich dieses, wie das bei dem Ei, welches Fig. VI abbildet, der Fall ist, tritt sie vorher ein. Beim Beginn der Segmentirung ist vom hinteren Entodermkeim noch nichts wahrzunehmen und die Furchen haben sich nur erst wenig über die vordere Hälfte des Eies nach hinten ausgedehnt. In dem so sehr frühzeitigem Erscheinen der Segmente wird *Chalicodoma* noch von *Hydrophilus piceus* übertroffen, denn bei diesem Käfer treten sie nach Heider (1889) schon vor Beginn der Gastrulation auf. Die bei *Chalicodoma* zuerst erscheinenden Segmente liegen unmittelbar hinter dem vorderen Entodermkeim. Es sind erst die Kiefer- und dann die Brustsegmente, indess erscheinen beide sehr rasch hintereinander.

Der Keimstreif zerfällt von Anfang an in Microsegmente, d. h. solche, deren Umfang den definitiven Segmenten im Ganzen entspricht. Ein dieser vorauseilender Verfall des Keimstreifens in Macrosegmente wie er bei *Oecanthus* nach Ayers (1884), *Lina* und *Stenobothrus* nach Graber (1888, 1890) stattfinden soll, ist bei *Chalicodoma* nicht zu beobachten.

Die zuerst aufgetretenen Segmente besitzen anfangs eine ziemlich unregelmässige und gleichförmige Gestalt (Fig. V u. IX). Sie werden aber

schon gleichförmiger und grenzen sich gleichzeitig schärfer gegen einander ab mit dem Erscheinen der Abdominalsegmente (Fig. VI u. VII). Diese treten im Anschluss an die Brustsegmente auf, zuerst die vorderen, danach rasch die mittleren und hinteren. Sie zeigen schon anfangs deutlichere Grenzen und regelmässigere Formen. Die Segmentation des primären Rumpfabschnittes ist vollständig ausgeprägt, ehe noch die Seitenplatten irgendwo mit einander verwachsen sind.

Die Segmentation des primären Rumpfes schreitet also bei *Chalicodoma*, wie im allgemeinen bei den Arthropoden, regelmässig von vorne nach hinten vor. Es sind ferner wie allgemein bei den Arthropoden 3 Kiefer-, 3 Brust-, 10 Abdominalsegmente und der Telson ausgebildet worden, die von einander alle mehr oder minder deutlich getrennt sind.

Die Segmentirung ergreift, wie Carrière schon oben hervorgehoben hat, zuerst die Seitenplatte und erst später, jederseits nach der Medianebene des Keimstreifens vorrückend, die Mittelplatte. Auch schilderte Carrière bereits oben die mit der beginnenden Segmentirung Hand in Hand gehenden Veränderungen im Ectoderm.

In der Folge wird das Flächenbild der Segmentirung dadurch verändert, dass sich die Grenzen zwischen den beiden vorderen Kiefersegmenten verwischen und das 3. Kiefersegment mit dem 1. Brustsegment verschmilzt (Fig. X). Ausserdem grenzt sich auch das 2. Brustsegment kaum noch gegen das erste ab. Völlig isolirt und gleich scharf nach vorne und hinten durch tiefe Furchen abgegrenzt bleibt dagegen das 3. Brustsegment (Fig. XVIII).

Alle diese Erscheinungen, welche zur Bildung von Segmentkomplexen führen, sind indess ziemlich schnell vorübergehende. In kürzester Frist treten die vorderen Kiefersegmente wieder einzeln hervor und heben sich, indem sie sich schmälern und verkürzen, von dem bald gleichmässig segmentirten Körper deutlich ab; etwas später weichen die am innigsten verschmolzenen 3. Kiefer- und 1. Brustsegmente auseinander. Letztere werden wohl durch die umfangreichen Einstülpungen, welche die Anlage der Spinndrüsen darstellen, wieder auseinander getrieben (Fig. XX u. XXII). Danach gestaltet sich das 3. Kiefersegment wie die vorderen. Uebrigens ist das Vorderkiefersegment breiter als das Mittelkiefersegment, das Hinterkiefer-

segment in der Regel etwas schmäler als letzteres (vgl. auch die Längsschnitte Fig. 82—84, 94—99).

b) Geschichtliches.

Wie oben dargelegt wurde, tritt eine primäre Segmentirung d. h. ein Zerfall in Macrosegmente bei *Chalicodoma* nicht ein. Das Auftreten derselben bei Insecten ist zuletzt von Heymons (1895) erörtert und im ganzen als zweifelhaft hingestellt worden.

Dieser Forscher ist nun zu einem neuen Ergebnisse hinsichtlich der Abdominalsegmente gelangt, indem er bei *Forficula* und *Gryllotalpa* noch einen selbständigen 12. Abdominalabschnitt unterscheidet, in welchem der After entsteht. Dieser 12. als „Analsegment" zu bezeichnende Abschnitt enthält zwar Mesoderm, aber keine Vorsegmente und entbehrt der Extremitäten. Er würde dem Telson der Krustaceen entsprechen.

Wenn man von unseren Abbildungen ganzer Embryonen Fig. XXVIII ins Auge fasst, so glaube ich würde man geneigt sein, in diesem Falle ebenfalls von einem 12. durch diese Afteranlage ausgezeichneten Abschnitt zu reden. Das 11. Segment ist dann freilich ausserordentlich schmal und jedenfalls eine schnell verübergehende und sich vielleicht nur selten deutlich zeigende selbständige Erscheinung. Man vgl. auch Fig. XV, XX, XXIX und XXXIII.

2) Kopf.

a) Beobachtungen bei Chalicodoma.

Die Segmentirung des primären Kopfabschnittes beginnt erst, nachdem diejenige des primären Rumpfabschnittes vollendet ist und die Seitenplatten die Mittelplatte völlig überwachsen haben. Sie macht sich in der Regel vor der Anlage der Stigmen geltend, es kommt aber vor, dass sie sich so bedeutend verzögert, dass sie erst auftritt, nachdem schon in den Brust- und vorderen Abdominalsegmenten die Stigmenanlagen sichtbar geworden sind (Fig. XX).

Die Anlagen der Kopfsegmente bilden mehrere Querfalten, welche sich von den Anlagen der Rumpfsegmente dadurch unterscheiden, dass sie schmäler wie diese sind, nicht in der Fortsetzung jener nach vorne sich

anordnen, sondern mehr seitlich liegen und auch nicht genau quer verlaufen, sondern schräg nach hinten gerichtet sind. Sie lassen nämlich die Umgebung der Mundanlage frei. Die zwischen den Falten liegenden Gräben sind alle auf jene hingerichtet (Fig. XIV—XVII). Es ist wahrscheinlich, dass diese Falten, von denen wir deutlich vier Paar unterscheiden, in der Reihenfolge von hinten nach vorne auftreten.

Das den Kiefersegmenten zunächst liegende 4. stellt lange, fast gerade Falten dar und ist vom Vorderkiefersegment durch ein breites Thal getrennt. Es sind die Anlagen des Vorkiefersegmentes. Das folgende 3. ist sehr kurz und gleicht mehr ein Paar niedrigen länglichen Höckern. Es sind die Anlagen des Antennensegmentes. Das 2. bildete sehr lange bogenförmige Falten; sie sind nach innen gekrümmt. Es sind die Anlagen des Gehirnsegmentes (Fig. XXIII). Das 1., vorderste, besteht wiederum aus kurzen sehr stark nach innen gekrümmten Falten. Es sind die Anlagen des Oberlippensegmentes.

Das Gehirnsegment stellt das erste seitliche Segment des Keimstreifens vor. Die 3 hinteren Segmente des primären Kopfabschnittes werden in der Folge breiter und dadurch werden die Gräben zwischen ihnen, bezugsweise dem Vorderkiefersegment eng (Fig. XX). Während das Vorkiefer- und Antennensegment anfangs ziemlich gleich breit sind, dehnt sich in der Folge letzteres viel stärker als ersteres aus und verlängert sich auch noch mehr nach hinten. Dadurch wird das Vorkiefersegment stark in seiner Ausdehnung behindert und es zwängt sich nunmehr als ein Keil, dessen dickeres Ende dem Munde zugekehrt ist, zwischen Antennen- und Vorderkiefersegment ein.

Auch das 2. Segment dehnt sich noch weiter nach hinten aus. Seine Aussenränder wulsten sich stark auf (Fig. XXVIII, XXX u. XXXI). Ausser einem Paar Extremitätenanhängen — als die des vordersten Segmentes bezeichnete Carrière (1890) die paarige Oberlippe —, besitzt auch jedes der Segmente des primären Kopfabschnitts, wie bereits Carrière constatirte, eine Ganglienanlage. Die Ganglienwülste des Vorkiefer- und Antennensegmentes treten auch an Flächenbildern deutlich hervor (Fig. XXX).

Das Vorkiefersegment ist, wie das bereits Carrière (1890) bekannt gegeben hat, ein transitorisches. Wir verfolgen es aber noch durch mehrere

Entwicklungsstadien des Embryo und sehen es später noch schärfer gegen das Vorderkiefersegment abgegrenzt als anfangs nach seiner vollen Breitenentwicklung, da sich zwischen beiden die vordere Tentoriumanlage eingestellt hat (Fig. XXXIV). Wir bemerken es sogar noch bei Embryonen, welche sich nahe am Ende der dritten von Carrière (s. oben) unterschiedenen Entwicklungsperiode befinden. Danach verschmilzt es mit dem Antennensegment, ohne sich als ein später unsichtbarer Bestandtheil desselben zu erhalten (Fig. XXXV). Etwa gleichzeitig geht auch das Gehirnsegment einen Verschmelzungsprocess mit dem Antennensegment ein.

b) Geschichtliches.

Früher nahm man von vornherein für die Bildung des Kopfes die drei Kiefersegmente in Anspruch und den vor denselben gelegenen verbreiterten Abschnitt des Keimstreifens, von dem aus die Antennen entstehen, den man für ungegliedert hielt. So glaubte man den Kopf aus vier Segmenten entstanden. Heute werden, wie auch wir thaten, die Kiefersegmente zum primären Rumpfabschnitte gerechnet und man leitet die erste Anlage des Kopfes lediglich aus dem vor den Kiefersegmenten gelegenen Abschnitt des Keimstreifens, den man als primären Kopfabschnitt bezeichnet, ab. Letzterer aber zerfällt, so hat man sich wiederholt überzeugt, ebenfalls in Segmente. Schon Bütschli (1870) hatte bei der Honigbiene im Keimstreifen zwischen den Anlagen der Mandibeln und Antennen jederseits einen starken Wulst bemerkt, welche später rückgebildet zu einer Art Unterlippe der Larve verschmelzen. Bütschli sah in diesen Verdickungen Anhänge, sprach sich aber in Folge des Ortes ihrer Entstehung gegen ihre Gleichstellung mit Segmentanhängen aus. Ferner beobachtete Tichomiroff (1882) bei *Bombyx mori* ein Paar ähnlich gelagerte Anschwellungen, zu denen auch ein Paar Ganglienwülste gehören. Er bezeichnete sie als Anlagen einer „echten Unterlippe“ und kam zu dem Schluss, das die bei ihnen gelegenen Ganglienwülste zu ihnen in demselben Verhältniss stehen, wie die hinten nachfolgenden zu den Extremitäten. Er betrachtete sie als Segmentanhänge. Grassi (1884) konnte diese Gebilde wiederum bei der Honigbiene bemerken und beschrieb sie als „arti transitori anteriori“, ohne indess weitere Beiträge zu ihrer Erkenntniss zu liefern. Patten (1888) fand die entsprechende Bildung im

Embryo von *Acilius* in Gestalt eines Segmentes mit zugehörigem Ganglienwulst auf und beschreibt ausserdem eine mehrfache Segmentirung des primären Kopfabschnittes. Nach ihm zerfällt dasselbe ausser dem erwähnten, unmittelbar sich an das vorderste Kieferpaar anschliessenden, noch in drei Segmente. Das vorderste, 1. ist ohne Anhang, das 2. trägt die Anlagen der Oberlippe (Patten bezeichnet sie auch als erstes Paar der Antennen), das 3. die wirklichen Antennen, das 4. ist ohne Anhang. Jedes Segment besitzt einen Ganglienwulst. Aehnliches fand Wheeler (1889) bei *Doryphora decemlineata*. Auch hier weist der vor den Kiefersegmenten gelegene Abschnitt noch vier Segmente auf, von denen das hinterste 4. Paar freilich nur durch ein Paar Ganglienwülste zum Ausdruck gebracht wird. Das 3. Paar ist wiederum durch die Antennenanlagen gekennzeichnet, das 3. ohne Anhänge, zum 1. aber sollen hier die Oberlippenanlagen gehören. Ferner weisen auf eine Segmentirung des primären Kopfabschnittes noch besonders ausser den Befunden von Patten an *Acilius* die von Viallanes (1891) an *Mantis religiosa* hin. Beide constatirten nämlich eine Anlage des Oberschlundganglions aus drei Ganglienwülsten. Auch Heider (1889) und Graber (1890) bemerkten eine segmentale Anlage derselben bei *Hydrophilus piceus*.

Die angedeuteten Befunde erhielten eine weitere Bestätigung durch Carrière (1890), welcher auch bei *Chalicodoma* einen Aufbau des primären Kopfabschnittes aus vier Segmenten beobachtete.

Carrière unterschied als hinterstes 4tes den Kiefern zunächst liegendes das Vorkiefersegment, als 3. das Antennen-, 2. das Gehirn- und 1. das Oberlippensegment. Man sieht, es stimmt Carrière im wesentlichen mit Wheeler überein. Neu und wichtig waren aber die Angaben Carrières, dass auch dem 2. und 4. Segment bei *Chalicodoma* Anhänge (Extremitäten) zukommen. Bei den *Orthopteren* unterschied jüngst Heymons (1895) nur 3 Kopfsegmente, nämlich primäres Kopfsegment, Antennensegment und Vorkiefersegment.

Capitel VI.

Extremitäten.

a) Geschichtliches.

Als vorderstes Extremitätenpaar wird allgemein die Anlage der Antennen, welche sich hinter dem Munde befindet, betrachtet. An dieses schliessen sich die ebenfalls als Extremitäten aufgefassten 3 Kieferpaare an. Auf sie folgen 3 Paar von Brustbeinanlagen, die nur ausnahmsweise bei den Musciden unterbleibt, und eine wechselnde Zahl von Extremitätenanlagen an dem Abdominalsegmenten. Wie ihre Zahl, ist auch der Ort ihres Erscheinens und die Grösse und Deutlichkeit ihrer Anlage bei den Insecten eine verschiedene. Es wurden z. B. Extremitätenanlagen von grosser Deutlichkeit an allen (11) Abdominalsegmenten nachgewiesen von Ayers (1884) bei *Oecanthus*, Wheeler (1889), Cholodkowsky (1891) und Heymons (1895)[1]) bei *Phyllodromia*, Graber bei *Mantis* (1890), bei allen mit Ausnahme des Endsegmentes von Graber (1890) bei *Melolontha*, des 10. und Endsegmentes von Heider (1889) bei *Hydrophilus*. Bei *Lina* und *Stenobothrus* wird nach Graber (1890) nur am ersten Abdominalsegment eine Extremitätenanlage ausgebildet. Bei den Lepidopteren sind die abdominalen Extremitätenanlagen im Allgemeinen nach Graber (1890) sehr wenig deutlich und es fehlen manchmal offenbar eine Anzahl von Segmenten. Constant scheint die Anlage eines Extremitätenpaares am letzten (11.) Segment zu sein. So sind z. B. bei *Gastropacha quercifolia* Extremitätenanlagen nur am 4., 5., 6. und 11. Abdominalsegment deutlich, bei *Zygaena* am 3—6 und 11. Unter den uns besonders interessirenden Hymenopteren sollen nach Bütschli (1870) sämmtliche Abdominalsegmente Extremitätenanlagen besitzen, ferner wies Graber (1884) dieselbe Erscheinung bei *Hylotoma* nach.

Was die Beobachtungen über die zeitliche Entwicklung der Extremitätenanlagen der Insecten angeht, so ist hervorzuheben, dass meist die Antennenanlage allen vorauseilt (mitunter sogar der Segmentation des Abdomens wie bei *Stenobothrus* nach Graber (1890)) und im Allgemeinen die nach hinten folgenden Extremitätenanlagen in der Reihenfolge von vorne

[1]) Indessen nicht von Heymons (1895) am (12.) Analsegment.

nach hinten auftreten. Ausnahmen bilden z. B. nach Graber *Lina* (1890), wo die Antennen erst nach den Mandibeln auftreten, ferner *Hydrophilus* (Heider 1889), *Melolontha* (Graber 1890) und *Stenobothrus,* wo die Anhänge der Kiefer- und Brustsegmente gleichzeitig erscheinen. Bei *Hydrophilus* und *Stenobothrus* erscheint mit jenen zugleich auch noch das Extremitätenanlagenpaar des ersten Abdominalsegments. Bei den Libellen weicht die Reihenfolge am meisten von der Regel ab, denn hier treten nach Brandt (1869) erst die Brustbeine, danach die Kiefer und dann erst die Antennen auf. Schliesslich ist noch hinsichtlich der Grössenverhältnisse der Kieferanlagen hervorzuheben, dass auch diese verschiedene sind. So überwiegt z. B. bei *Hydrophilus* nach Heider (1889) meist die Anlage der Mandibeln an Grösse, bei den Libellen dagegen überwiegt die Anlage des 2. Maxillenpaares.

Ueber die meisten der die Extremitätenanlagen bei *Chalicodoma muraria* betreffenden Verhältnisse sind schon kurze Angaben von Carrière (1890) gedruckt worden. Ich werde versuchen, dieselben mit meinen Beobachtungen zu einem Gesammtbilde zu vereinigen.

b) Beobachtungen bei Chalicodoma.

Wir werden die Extremitätenanlagen des primären Kopf- und Rumpfabschnittes unterscheiden.

Als erste Extremität, nicht allein des primären Kopfabschnittes, sondern überhaupt im Embryo, tritt wie bei den meisten Hexapoden das **Antennenpaar** auf. Seine Anlage macht sich sogar noch vor Differenzirung des Antennensegmentes geltend. Sie besteht aus je einem rundlichen postoral stark seitlich gelegenen kleinen Hügel (Fig. XI, XIII—XVI, XXI, XXII).

Ausser der Antennenanlage sind aber, wie Carrière (1890) bereits berichtete, noch zwei Paar Anlagen von Extremitäten — abgesehen von der Oberlippe — den primären Kopfabschnitt zu beachten: es sind die **Extremitätenanlagen des Gehirn- und Vorkiefersegmentes.** Jene liegt naturgemäss vor, diese hinter der Antennenanlage. Beide treten erst bedeutend später als die Antennenanlage, nämlich oft nach den Kieferanlagen auf. Die Extremitätenanlage des Vorkiefersegmentes bildet je ein kleiner Wulst, welcher am inneren Rande jeder Segmenthälfte gelegen ist.

Er hat sich also der Medianebene des Embryo so weit als möglich genähert und liegt der Mundöffnung von allen Extremitätenanlagen — ausgenommen die Oberlippenanlagen — am nächsten. Die Deutlichkeit dieser beiden kleinen Wülste wird dadurch noch erhöht, dass sich dicht hinter ihnen die vorderen Tentoriumanlagen befinden. Die Extremitätenanlagen des Gehirnsegmentes sind kleine rundliche Warzen, welche etwa in der Mitte einer jeden der langen, gebogenen Segmenthälften gelegen sind. Sie stehen durchaus randlich und überragen dadurch den Contour des Keimstreifens, wenn wir ihn von oben betrachten, seitlich. Beide Extremitätenanlagen sind am deutlichsten gegen das Ende der 3. Entwicklungsperiode zu sehen, sie verschwinden aber, ohne Spuren zu hinterlassen, noch vor Abschluss derselben, das des Vorderkiefers aber früher als das des Gehirnsegmentes.

Ueber das weitere Ergehen der Antennen sagte Carrière (1890), dass sie sehr langsam wachsen und im Embryo nur eine sehr geringe Grösse erreichen; „erst ungefähr zu der Zeit, zu welcher die Stigmen enge werden, verlängern sie sich deutlich, ihr freier Rand (Spitze) ist häufig eingezogen, zuweilen tiefer gekerbt“ (Fig. XXXV ff.). Sie werden später nach vorne vor den Mund verschoben.

Untersuchen wir die Extremitätenanlagen des primären Kopfabschnittes an Schnitten, um uns klar zu machen, welche Blätter an ihrer Entwicklung theilnehmen, so erfahren wir hinsichtlich der Antennen und der beiden anderen Anlagen gewichtige Unterschiede.

Alle drei verdanken zwar ihre Entstehung Ausstülpungen des Ectoderms, aber nur bei den Antennen- und Vorkieferanlagen rückt in dieselben das Mesoderm nach, fürerst einen soliden Kern in ihnen bildend (Fig. 151).[1]) Die Gehirnsegmentextremitätenanlagen bleiben rein ectodermal, werden aber solide Zäpfchen, indem sich die Ectodermfalten, welche ihren Ausgang bildeten, aneinander legen und verlängern. Deutlicher wie an Flächenbildern des Keimstreifens überzeugt man sich an Schnitten, dass die Extremitätenanlagen des Gehirnsegmentes länger als die des Vorkiefers sind.

Kiefer. Während die beiden vorderen Kiefersegmente auseinandergewichen und das 3. sich vom 1. Brustsegment getrennt hat und alle ihre

[1]) Die Vorkiefer enthalten aber nur sehr wenig Mesoderm.

Form in der oben geschilderten Weise verändert haben, machen sich zuerst am hinteren Rande einer jeden Hälfte der beiden vorderen Kiefersegmente, dann auch an denselben Orten beim Hinterkiefersegment je ein länglicher etwas nach hinten geneigter Wulst geltend. Es sind die Kieferanlagen. Sie entstehen nicht ganz in der Mitte einer jeden Segmenthälfte, sondern etwas mehr der Medianebene genähert. Sie liegen anfangs ziemlich genau hintereinander; das Hinterkieferpaar steht ein klein wenig mehr seitlich. Ferner sind anfangs alle drei Paar annähernd gleich gross (Fig. XVII, XXII—XXVIII). Die Kiefersegmente gleichen dadurch den Antennenanlagen, dass in die sie bildendenden Ectodermausstülpungen des Mesoderm nachrückt, sie völlig ausfüllend und solide machend (Fig. 130a, 135). Bei der weiteren Entwicklung der Kieferanlagen bemerken wir, dass aus den länglichen, fingerförmigen Wülsten rundliche Höker werden (Fig. XXX—XXXII, XXVI ff.).

Dann, davon überzeugen wir uns an Schnitten, erheben sie sich mehr und mehr über die Oberfläche des Keimstreifens und legen sich nach der Mittellinie zu um. Ferner bleiben in der Folge die Hinterkiefer im Wachsthum zurück; sie bewahren vorläufig noch ihre rundliche Form, während sich Vorder- und Mittelkiefer zu breiten, langen (etwa rechteckigen) quergestellten Platten vergrössern. Ausserdem rücken die Hinterkiefer näher zusammen.

Bei der Verschiebung der Hinterkiefer findet, wie Carrière (1890) bemerkte, „zugleich eine Drehung um ihre Axe statt, derart, dass die bisherige Aussenseite des Kiefers zur Hinterseite wird." Schliesslich werden die beiden vorderen Kieferpaare deutlich gestielt, d. h. zwischen den breiten Platten und ihrer Basis bildet sich ein verjüngtes Verbindungsstück heraus. Indem sich die Endplatten in Zukunft verdicken, kommt es, dass die beiden vorderen Kieferpaare mehr und mehr eine keulenförmige Gestalt annehmen.

Inzwischen haben sich auch die Hinterkiefer beträchtlich vergrössert, eine dreieckige Form angenommen und einander so sehr genähert, dass sie nur noch eine schmale, in der Mitte des Keimstreifens verlaufende Spalte trennt (Fig. XXXXI).

An Schnitten überzeugen wir uns, dass die Kiefer nach wie vor solide Gebilde sind; ihr Epithel bildet das Ectoderm, ihr Mark das Mesoderm (Fig. 135, 130a).

Bald nach dem Erscheinen der Mundwerkzeuge treten die Anlagen der bleibenden Stigmen aus Tracheen auf und auf diese folgen unmittelbar die Anlagen der **Brustbeine.** Selten erscheinen, wie Carrière hervorhebt, die Keimanlagen vor den Stigmen oder diese vor den Mundwerkzeugen.

Die Beinanlagen machen sich als rundliche Wülste am hinteren Rande der Brustsegmente geltend (Fig. XXII, XXIV, XXV, XXVIII, XXX, XXXII, XXXIV—XXXVI). Ihre Vorsprungstellen, welche gerade hintereinander liegen, sind der Mittellinie des Keimstreifens mehr genähert, als die der Kiefer; sie gehören dem inneren Drittel einer jeden Segmenthälfte an.

Die Brustbeine sind wie die Kieferanlagen solide Gebilde, nämlich Taschen des Ectoderms mit einem Kern von Mesoderm (Fig. 131, 136, 137). Während die Kiefer später näher zusammenrücken, weichen die Brustbeine in der Folge auseinander. Die Beinanlagen erreichen sehr bald den Höhepunkt ihrer Entwicklung, nämlich schon dann, wenn die Hinterkiefer beginnen aneinanderzurücken (Fig. XXXVI). Sie stellen zu dieser Zeit ungegliederte, ziemlich plumpe, nach hinten über die Grenzen ihrer Segmente etwas vorspringende Zapfen dar. Nunmehr bilden sie sich sehr schnell zurück (Fig. XXXVII—XL). Zuerst verschwinden äusserlich vollständig das hintere, alsdann das mittlere und vordere Paar. Das ist geschehen, ehe noch die Hinterkiefer einander erheblich näher getreten sind.

Kaum sind aber die Beinanlagen vollständig verschwunden, so erheben sich genau an ihrer Stelle ziemlich umfangreiche, scheibenförmige Gebilde (Fig. XLI). Es sind ebenfalls, wovon wir uns an Schnitten überzeugen, Erhebungen der Hypodermis, die einen Mesodermkern enthalten.

Auch diese Erhebungen sind schnell vorübergehende Erscheinungen, wir vermögen sie an noch älteren Embryonen (z. B. solchen der Fig. XLIII) nicht mehr an Totalpräparaten nachzuweisen. Sie verflachen sich nämlich fast vollständig wieder. Aber dort, wo sie entstanden sind — nämlich jederseits dicht neben dem Bauchmark — bleibt die Hypodermis verdickt und verdickt sich in Zukunft noch mehr, und das Mesoderm, welches die Scheiben ausfüllte, wird nicht zu Fettkörper, sondern liefert auffallend grosskernige, meist spindelige Zellelemente, die ein Polster unter den sechs verdickten Hypodermisscheiben bilden. Dieses Bild bringen uns Schnitte durch eine ganz junge Larve (Fig. 172).

Die scheibenförmigen Gebilde sind die **Imaginalscheiben,** welche zur Bildung der definitiven Beine führen. In älteren Larven senken sie sich ein und in der nunmehr erzeugten Tasche erhebt sich die Beinanlage als Höcker.

In älteren Embryonen treffen wir ausser diesen drei Paar Imaginalscheiben, welche dicht neben dem Bauchmark gelegen sind, noch je ein Paar Imaginalscheiben ganz lateral gelagert im 2. und 3. Brustsegment an. Es sind die der Flügel. Sie sehen in den älteren Embryonen und den ganz jungen Larven ebenso wie die der Beine aus.

Ueber die Anlage von Extremitäten an den Hinterleibsegmenten von *Chalicodoma muraria* schrieb Carrière: „Anlagen von Hinterleibsbeinen sind selten zu beobachten, niemals frühzeitig, sondern gewöhnlich erst, wenn die Brustbeine die Höhe ihrer Entwicklung erreicht haben; nie habe ich mehr als zwei Paar von Abdominalbeinanlagen deutlich erkennen können und nur einmal als kleine freie Zäpfchen; doch zeigten sich in manchen Fällen auch noch auf dem 3. und 4. Hinterleibsegment an entsprechender Stelle kleine kreisförmige Verdickungen, vielleicht ganz rudimentäre Anlagen."

Capitel VII.

Oberlippe.

a) Geschichtliches.

Während ältere Autoren die Oberlippe als ein von Anfang an unpaares Gebilde betrachteten, vertritt von den in neuerer Zeit auf dem Gebiete der Insectenembryologie thätigen Forschern die Mehrzahl die Ansicht, dass die Oberlippe aus einer paarigen Anlage hervorgeht. Unpaar soll die Anlage sein bei *Apis* nach Grassi (1884), *Phyllodromia (Blatta)* nach Cholodkovsky (1891), *Mantis* nach Viallanes (1891). Bei letzterer beschrieb Viallanes die Anlage der Oberlippe als kleine unpaare Erhebung, die später vorübergehend zweilappig wird. Paarig aber ist die Anlage der Oberlippe wohl allgemein bei den Coleopteren, (*Hydrophilus* nach Kowalevsky (1871), Heider (1879) und Graber (1890), *Acilius* Patten (1888), *Meloë* Nussbaum (1888), *Lina,*

Stenobothrus Graber (1890)), ferner den Lepidopteren (*Bombyx mori* nach Tichomiroff (1882), *Pieris, Gastropacha, Zygaena* Graber (1890)) und schliesslich wahrscheinlich auch bei *Hylotoma* nach Graber (1890).

Als paarig wurde die Anlage der Oberlippe auch für *Chalicodoma muraria* bereits von Carrière (1890) beschrieben.

Heymons äussert sich neuerdings (1895) über die Entstehung der Oberlippe bei *Forficula* dahin, dass sich vor der Mundöffnung „ein umfangreicher medianer Wulst erhebt, welcher die beiden Scheitellappen von einander trennt, es ist die Anlage der Oberlippe und des Clypeus. Die erstere bekommt später an ihrem nach hinten gewendeten freien Rande eine Einkerbung und erscheint dadurch aus zwei symetrischen Hälften zusammengesetzt." Er spricht sich p. 28 gegen Carrières Auffassung, welcher die Oberlippen als verschmolzenes Gliedmaassenpaar deutet, vor allem darum aus, weil die Oberlippen zwischen den Hälften des Nervensystems (Procerebrum) entstehen, während alle echten Gliedmaassen zu den Seiten desselben entspringen.

b) Beobachtungen bei Chalicodoma.

Unmittelbar nach der Anlage der Antennen, ehe sich noch irgend welche Extremitätenanlagen im Kopf oder Rumpfabschnitt des Keimstreifens zeigen, erhebt sich dicht neben der die Schlundanlage vorne begrenzenden Falte je ein niedriger Höcker (Fig. XIV, XXI, XXIIIa, XXXI). Es sind die Anlagen der Oberlippe. Beide Höcker stehen zwar der Mittellinie des Keimstreifens nahe, sind aber von einander völlig getrennt. Die Höcker erheben und verbreitern sich in der Folge und gestalten sich zu Falten, welche mehr und mehr nach vorne über den Contour des Keimstreifens hinaus wachsen und sich der Mittellinie nähern (Fig. XXX, XXXII, XXXIV ff.). Ueber die Weiterentwicklung der Oberlippenanlagen schrieb Carrière: „Zur Zeit, zu welcher die Stigmen aus der Form unregelmässiger, dreiseitiger Oeffnungen in die kleiner Spalten übergehen, verschmelzen die Oberlippenhälften an der Basis und bilden von da an eine breite, hohe, in der Mitte tief ausgeschnittene Falte." Der Ausschnitt verwächst nur sehr allmählich, seine letzte Spur verschwindet erst gegen das Ende der Ent-

wicklung im Ei, „wenn die Oberlippe sich fast im rechten Winkel nach der Bauchseite umbiegt und über die Mundöffnung legt."

An Schnitten constatiren wir, dass die Oberlippe auch Mesoderm enthält (Fig. 165, 166a).

Capitel VIII.

Stigmen, Tracheen, Spinndrüsen, Tentorium, Flexor mandibulae.

a) Beobachtungen bei Chalicodoma.

Ueber die Stigmen- und Tracheen-, Spinndrüsen- und Tentoriumanlage hat sich Carrière schon früher (1890) sehr ausführlich verbreitet. Da derselbe bezüglich der Auffassung der letztgenannten Anlagen einen eigenartigen Standpunkt vertritt, so lasse ich seine Darstellung, abgesehen von einigen redactionellen Aenderungen wörtlich folgen:

„Jedem der drei Kiefersegmente, jedem Brustsegment und den ersten 8 Hinterleibsegmenten gehört eine Stigmenanlage an, von denen aber nur die des 2. und 3. Brustsegmentes und die des Hinterleibes zu den endgültigen Stigmen sich entwickeln, die übrigen andere Leistungen übernehmen. Bezeichnend für alle Stigmenanlagen ist ihr Verhältniss zu dem Segment und dessen (eventuell vorhandenen) Extremitätenanlagen; immer liegen sie soweit nach vorne, das der Vorderrand des Stigma und des Segmentes zusammenfallen und zugleich seitwärts aussen von den Extremitätenanlagen des Segmentes; letztere Regel erleidet nur einmal eine scheinbare Ausnahme und diese ist durch die veränderte Lage der betreffenden Extremität (Vorderkiefer) bedingt.

Diese 14 Stigmenanlagen treten nicht gleichzeitig auf, sondern zuerst wird die des 1. Brustsegmentes, etwas hinter der Mitte des Doppelsegmentes (d. i. 3. Kiefer- und 1. Brustsegment, welche zu dieser Zeit vereinigt sind) gelegen, sichtbar (Fig. XIII, XV—XVII). Sie ist von der Zeit an, zu welcher die Segmentirung des Embryo gleichmässig wird, zu erkennen, zuerst als eine Einsenkung mit unregelmässiger Oeffnung, deren Vorderrand anscheinend die Grenze der sonst nicht getrennten Segmente bildet und welche sich jederseits bis nahe an den Aussenrand des Doppelsegmentes

erstreckt. Sehr bald wird sie enger begrenzt und regelmässig gestaltet und behält längere Zeit die Form einer quer elliptischen, gleichmässig weiten Oeffnung mit verdicktem Rande, dann ist sie von beiden Seiten des Segmentes gleich weit entfernt.

Die kleinere elliptische Einsenkung hinter dem Vorderrande des Vorderkiefers, welche, ohne verdickten Rand, ungefähr gleichzeitig mit der des 1. Brustsegmentes sichtbar wird, erscheint als die vorderste, 1. Stigmenanlage (Fig. XVII). Erst etwas später werden die Stigmenanlagen des Mittel- und Hinterkiefersegmentes (2. und 3.) deutlich.

Sowie bei dem Auftreten der Hinterkieferanlage das sehr schlanke 3. Kiefersegment sich von dem Brustsegment trennt, wird deutlich, dass (wie oben vorweggenommen) die zuerst auftretende 4. Stigmenanlage zu dem 1. Brustsegment gehört. Das wird auch nach dem Auftreten der übrigen Stigmenanlagen und der Anlage der Brustbeine durch die übereinstimmende Beziehung seiner Lage zu der Beinanlage des 1. Brustsegmentes und zu den übrigen Stigmen noch zweifellos bestätigt (Fig. XXII).

Zunächst liegt es unverändert am Vorderrande des 1. Brustsegmentes, nur wird sein Vorderrand etwas von dem sich erhebenden Hinterkieferwulst überdeckt. Dann rückt es — in derselben Weise, wie das später die übrigen Stigmen durchmachen — in den Intersegmentalraum und an den Hinterrand des Hinterkiefersegmentes. In dem Maasse, wie dann der Hinterkiefer aus seinem Segmente sich erhebt, wird der mediane (innere) Theil des ersten Bruststigma nach vorwärts an die innere Basis des Hinterkiefers gezogen, so dass es eine schräg nach aussen gerichtete Lage einnimmt (Fig. XXIII—XXV). Von den übrigen Stigmen, welche fast gleichzeitig mit den Kiefer- und Beinanlagen auftreten (Fig. XX, XXII—XXV), erscheint zuerst das 5., das der Mittelbrust, das I. der bleibenden Stigmen, dann auf einmal die des 1.—3. Hinterleibsegmentes (III.—VI.), während das der Hinterbrust (II.) häufig erst nach diesen zur Anlage gelangt; kurz darauf findet man I—VIII und sehr bald durch Auftreten der beiden letzten die bleibende Zahl von X Stigmen.

Der Rand der Stigmeneinsenkung hat zunächst eine unregelmässige Form, die bald ungefähr dreiseitig wird, derart orientirt, dass eine Seite ungefähr parallel dem Vorderrande des Segmentes liegt, die beiden anderen

nach hinten convergiren; dann vergrössert sich die Oeffnung und verbreitert sich die eingestülpte Stigmentasche etwas, so dass der Vorderrand der Stigmentasche und des Segmentes zusammen fallen, während die Spitze des Dreieckes in den Hinterrand desselben zu liegen kommt. Die Stigmentasche nimmt also bald nach ihrer Anlage fast die ganze Mitte eines Segmentes ein. Nun beginnt eine Formänderung: der Hinterrand der Stigmentasche rückt weiter nach vorne, die Oeffnung des Stigma wird auffallend weit und streckt ihren inneren Rand nach der Medianebene des Embryo zu, so dass sie für kurze Zeit die Gestalt eines langen gleichschenkligen Dreieckes annimmt, dessen Basis nach aussen, dessen Spitze nach innen gerichtet ist (Fig. XXV und XXVII). Nur die drei ersten und das letzte Stigmenpaar (die des 2. und 3. Brust- und 1. und 8. Abdominalsegmentes) erscheinen zwar erweitert, aber mit mehr kreisförmiger Form der Oeffnung, welche bei dem I. Stigma in einen schräg nach vorne aussen gerichteten Spalt übergeht, während die Hinterleibstigmentaschen sich zusammenziehen, gedrungener werden und ihre Oeffnungen einen Querspalt bilden, der, sich verkürzend, in eine kleine elliptische Oeffnung übergeht. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung rücken die Stigmen von der Bauchfläche weg hoch hinauf an die Seite des Körpers.

Das Stigma des 1. Brustsegmentes, früher angelegt als die folgenden, hat zur Zeit wo diese auftreten schon die Form einer breiten und schmalen, mit dem Boden nach rückwärts gewandten Tasche gewonnen. In der Folge nimmt es eine mehr und mehr schräge Lage an, legt sich mit der früheren Vorderseite an die Innenseite des Hinterkiefers, während von der äusseren Ecke aus ein gradliniger Schlauch zwischen den Beinanlagen und Stigmen der Brustsegmente nach hinten auszuwachsen beginnt (Fig. XXVII, XXVIII ff.).

Sich mächtig entwickelnd, erreicht derselbe bald ungefähr das 8. Hinterleibsegment und legt sich, immer weiter wachsend, kurz vor dem Ausschlüpfen des Embryo in korkzieherförmige Windungen (Fig. XLIII). Es entwickeln sich also aus der Stigmenanlage des 1. Brustsegmentes die Speichel- oder Spinndrüsen der Insecten, und dies ist der Grund, wesshalb die ausgebildeten Thiere am ersten Brustsegment kein Stigma besitzen, sondern diese segmentalen Organe erst an dem zweiten beginnen. Die Stigmenanlage dieses Segmentes sind eben mit dem Hinterrand des vorhergehenden Segmentes

in Verbindung getreten. Wenn später die Hinterkiefer sich einander mehr und mehr nähern, nehmen sie die an ihrer Medialseite gelegenen Speicheldrüsenöffnungen mit und noch ehe die Hinterkiefer selbst sich vereinigen, verschmelzen die beiden Oeffnungen zu einer einzigen."

Alle hier geschilderten Vorgänge sind ohne Schnitte, Schritt für Schritt von aussen zu sehen und zu verfolgen.

Während die Mittel- und Hinterkiefer sich erheben, werden auch die zu ihnen gehörigen Stigmenanlagen (2. und 3.) deutlich. Die Stigmenanlagen des Vorderkiefersegmentes, welche fast so frühzeitig sichtbar sind als die des Speicheldrüsenstigma (Fig. XVII), rücken während der Ausbildung des Kiefers ganz an den Vorderrand dieses Segmentes und kommen schliesslich bei der Lageveränderung des Kiefers vor dessen Aussenrand zu liegen, während sie anfangs vor dem Innenrande der Kieferanlage lagen (Fig. XXIV, XXV); kurze Zeit vor dem Ausschlüpfen (zur Zeit der Vereinigung der Spinndrüsenmündungen) sind sie noch deutlich sichtbar. Die Säcke, welche von ihnen aus in die Tiefe wachsen, führen zur Bildung **des vorderen Theiles des Tentoriums.** Es geht also die Stigmenanlage des Vorderkiefersegmentes (1. Stigmenpaar) in die Tentoriumanlage über.

Die Stigmenanlagen des Mittelkiefersegmentes (2.) sind klein und erscheinen in Form je einer kleinen Ellipse am hinteren Rande der Vorderkiefer, dicht vor und etwas nach aussen von den Mittelkieferanlagen und deutlich diesem Segmente angehörig; aus ihnen entwickelt sich, zunächst röhrenförmig, die Spange, an welche sich der Beugemuskel des Vorderkiefers ansetzt (Einstülpung für die Sehne des *flexor mandibulae*).

Der Grössenunterschied dieser Anlage im Gegensatz zu *Hydrophilus* erklärt sich zur Genüge aus der viel geringeren Kraftentwicklung, welche der Bienenlarvenkiefer bei der Nahrungsaufnahme zu machen hat. Wie die folgende ist sie von der Zeit der Oberlippenknickung an nicht mehr von aussen sichtbar.

Gleichzeitig oder etwas früher wird die zu dem Hinterkiefersegment gehörige Stigmenanlage sichtbar; sie tritt jederseits in Form eines langgezogenen, quergestellten, an der Spitze (medial) abgerundeten Dreieckes auf, dessen schmale Basis nach aussen gerichtet in der Reihe der Bruststigmen liegt, während die abgerundete Spitze sich vor dem Hinterkieferzäpfchen

bis an dessen medialen Rand erstreckt. Durch Aufsteigen des Bodens dieser Grube wird ein äusserer Theil in Form eines kurzen, engen, längsgestellten Schlitzes und ein innerer mit querelliptischen Rande gesondert, der medial an die hintere Basis des Mittelkiefers rückend später spaltförmig wird. Aus dieser 3. Stigmenanlage entwickelt sich die **hintere Anlage des Tentorium.**

Nach der Anlage der übrigen Stigmen, welche taschenförmige Einstülpungen des Ectoderms darstellen, ist die Bildung des Tracheenlängsstammes nicht der nächste Vorgang, sondern zuerst treten — wohl im Anschlusse an die geschilderte Gestaltsänderung der Stigmen — medial gerichtete dünne Röhren auf, welche je von einem Stigma ausgehend etwas gekrümmt oder geknickt nach vorne verlaufen und am Vorderrande des Segmentes ungefähr in halber Entfernung zwischen Stigma und Mittellinie des Keimstreifens blind endigen (Fig. XXXIII). Ich (Carrière) konnte diese Röhren an sämmtlichen Hinterleibs- und einmal auch an denen der Brustsegmente beobachten, doch hier und an den ersten Hinterleibsegmenten nur als sehr kurze gekrümmte Schläuche; sie haben eine sehr kurze Dauer, ihr innerer Abschnitt verschwindet bald, während der äussere bestehen bleibt. Diese Reste der Medialschläuche nun sind es, welche gegen das Ende der Entwicklung im Ei sich durch paramediane Sprossen untereinander verbinden; aus diesen geht der Längsstamm hervor, der nicht dicht unter der Oberfläche gelegen mit jedem Stigma durch ein Querstämmchen — den äusseren Abschnitt des medialen Schlauches — verbunden ist. Darauf entwickeln sich die ventralen und dorsalen, ungefähr senkrecht zur Mittellinie verlaufenden Seitenäste des Tracheenstammes.

Wenn irgend welche Organe, dann sind die Stigmenanlagen, natürlich auch die mit anderweitig geänderter Function, auf segmentale Excretionsorgane (selbstverständlich nur auf deren Ausführungsgänge, soweit diese ectodermalen Ursprunges sind) zu beziehen und die Aehnlichkeit mit Nephridien ist allerdings zur Zeit der medialen vorwärts gekrümmten Schläuche eine ganz auffallende. (Man sieht letztere gleichzeitig selten in mehr als 4—5 Segmenten gut entwickelt.)"

Wir brauchen nun nur noch weniges hinzu zu fügen, um die Darstellung Carrières, die hiermit abbricht, durch die Schilderung der Weiter-

entwicklung der ins Auge gefassten Anlagen zu Ende zu führen und durch das von Carrière nicht mehr in Angriff genommene Studium von Schnittserien zu ergänzen.

Sämmtliche 14 Paar Stigmenanlagen sind Einstülpungen des Ectoderms. Die ersten 4 Paare liegen der Medianebene bedeutend näher als die übrigen, nämlich dicht neben der Anlage der Bauchmarkskette. Ihre Ausbildung vollzieht sich ganz in der uns von anderen Insecten bekannt gewordenen Weise (Fig. 136).

Paar 4, die Spinndrüsenanlagen, wachsen sehr schnell zu Blindschläuchen aus, welche bis in die Nähe des Enddarmes reichen (Fig. XXVIIff.). Sie drängen sich zwischen Keimstreifen und Dotter ein, in jenen Hohlräumen lagernd, welche die Anlagen der definitiven Leibeshöhle vorstellen (Fig. 136, 155). Zuerst sind sie gestreckt, später bekommen sie einen geschlängelten Verlauf (Fig. XLIII u. XLIV). Sie bewahren ihre ventrale Lagerung und sind bei den ältesten Embryonen in die den Fettkörper liefernden Zellmassen eingeschlossen. Ihre paarige Ausmündung wird bekanntlich zu einer unpaaren, indem diese eine nach hinten gerichteten Ausstülpung des Mundes aufnimmt. Das geschieht natürlich erst, wenn ihre ursprünglichen Ausmündungen nach vorn verlagert sind (Fig. XLIV u. Fig. 159).

Die Umlagerung der vorderen Segmente ist übrigens auch für die 3 ersten Paare der Stigmen bedeutungsvoll, indem sie mit diesen zusammen nach vorne geschoben werden.

Paar 1 u. 3, welche das Tentorium (Fig. 157—160) liefern, bilden dieses, indem Paar 1 nach hinten, Paar 2 nach vorn Blindsäcke ausstülpte, welche sich alle miteinander vereinigen, somit eine hohle Platte herstellend, die sich zwischen Schlund und Unterschlundganglion ausspannt und durch 4 enge Canäle, in welchen sich die 4 ursprünglichen stigmenartigen Ectodermeinstülpungen erhalten haben, mit der Aussenwelt communicirt.

Besonders hervorzuheben sind noch ein Paar hohle, sich wie Hörner erhebende Fortsätze, welche von den vorderen Tentoriumeinstülpungen (dicht vor der Platte) nach oben abgehen. Sie begrenzen jederseits das Oberschlundganglion. An ihre blinden Enden setzen sich Muskelzellen an, welche sich strahlenförmig an die Hypodermis der Kopfoberseite ausbreiten.

Paar 3 constatiren wir bei den ältesten Embryonen als feine Oeffnungen an den Aussenseiten der Mandibeln. Von jeder Oeffnung geht ein

enger Canal aus, welcher sich nur recht wenig nach hinten verlängert. Er ist dicht an die Hypodermis gepresst und in Muskelzellen dick eingehüllt. Aus diesem Canal geht die Hauptsehne der Mandibel hervor. Ihre Anlage und Entwicklung ist bei *Chalicodoma*, wie schon oben vermerkt wurde, eine ziemlich geringe (Fig. 158).

Der Entstehung der Tracheenlängstämme ist bereits von Carrière oben gedacht worden.

b) Geschichtliches.

Ganz allgemein sind bei den Hexapoden je ein Paar Stigmen vom 1. bis 8. Abdominalsegment constatirt worden. In einigen Fällen hat man am 9. und 10. Abdominalsegment noch Rudimente von Stigmenanlagen zu erkennen geglaubt, so bei *Hydrophilus piceus* (Heider 1889) am 9. Abdominalsegment und *Doryphora decemlineata* (Wheeler 1889) am 9., 10. und 11. Ungleich werden die Verhältnisse, wenn wir die Stigmenanlagen der Brustsegmente bei den Hexapoden ins Auge fassen, da hier nur entweder die beiden hinteren oder das vordere welche besitzen. Da bei *Hydrophilus* nach Heider (1889), *Doryphora* nach Wheeler (1889), *Lina* und *Melolontha* nach Graber (1890) das 2. u. 3. Brustsegment eine Stigmenanlage besitzen, so möchte man folgern, dass dies das allgemeine Verhalten für die Coleopteren sei. Dem schliessen sich *Apis* (1870) nach Bütschli und *Hylotoma* nach Graber (1890) an; ferner auch nach Graber (1890) *Mantis*; bei den Lepidopteren *Pieris* und *Gastropacha* nach Graber (1890) scheint nur im 1. Brustsegment eine Stigmenanlage zu entstehen.

Ueber die Anlagen der Tentorien ist weniger bekannt. Bei *Hydrophilus piceus*, wo die Verhältnisse im ganzen ähnlich wie bei *Chalicodoma* liegen, unterscheidet Heider (1890) ausser dem Paar Ectodermeinstülpungen, welches die Sehne des flexor mandibulae bildet — es ist an der Aussenseite der Mandibel gelegen —, ein vorderes, dicht vor den Mandibeln stark medial gelegenes Paar und ein hinteres, das sich auch stark medial gelegen auf der Grenze zwischen dem 1. und 2. Maxillarsegment befindet. Es entspricht die Lagerung der 3 Paar Einstülpungen bei *Hydrophilus* so ziemlich der von denselben bei *Chalicodoma* secundär eingenommenen. Bei *Doryphora decemlineata* werden nach Wheeler (1889) 5 Paar

Tentoriumanlagen gebildet, von denen die drei hinteren ganz so wie ursprünglich bei *Chalicodoma* gelagert sind; die beiden vorderen gehören dem primären Kopfabschnitt an und sind wohl dem 2. und 3. der von Wheeler dort unterschiedenen Segmente zuzurechnen. Alle 5 Paar sollen nach Wheeler das Tentorium des Larvenkopfes bilden. Es ist aber wohl anzunehmen, dass das 2. Paar von hinten dasselbe liefert wie das mittlere von *Hydrophilus* und *Chalicodoma*. Ich kann hier gleich anschliessen, dass Wheeler auch im ersten Brustsegment bei *Doryphora* ein Paar Stigmen constatirt hat; dasselbe soll aber sehr bald verschwinden.

Die Speicheldrüsen entwickeln sich aus paarigen Einstülpungen des Oberflächen-Ectoderms des Keimstreifens. Sie sind in wechselnder Anzahl vorhanden; auch ihre Lagerung ist verschieden. Bei den Lepidopteren entstehen nach Hatschek (1877) 2 Paar Einstülpungen, von denen das vordere Paar medial von den Mandibelanlagen gelegen ist und das 2. Paar zu dem Segment der 2. Maxillen gehören soll. Ein gleiches hat nach Patten (1884) bei den Phryganiden statt. Nur das zweite Paar findet sich bei *Hylotoma berberidis*, es soll dem 3. Kiefersegmente angehören und lagert zwischen dem 1. u. 2. Maxillenpaar. (Graber 1890, tab. 11, fig. 137 und Korschelt und Heider 1891, p. 832 u. 785, fig. 485.)

Sowohl in der Auffassung der Tentoriumanlagen, als auch darin, die Speicheldrüsen als ursprüngliche Tracheeneinstülpungen zu deuten, steht Carrière nicht ohne Vorgänger da. In den Tentoriumanlagen glaubte Hatschek (1877) Tracheeneinstülpungen des Kopfes gefunden zu haben — freilich hatte derselbe ihre Bedeutung für die Entstehung des Kopfskelettes nicht erkannt, ferner sieht Wheeler (1889) in den von ihm constatirten 5 Paaren von Tentoriumanlagen sich später zu Chitin erzeugenden Röhren umwandelnde Tracheeneinstülpungen. Die Speicheldrüsen deuteten bereits Bütschli (1870) und Grassi (1884) als umgewandelte Tracheenanlagen. Beide Anschauungen sind neuerdings von Korschelt und Heider (1891) in ihrem Lehrbuch bekämpft worden. Gegen die erstere machen sie geltend, dass sich tentorienartige Bildungen auch bei den Krustaceen finden (p. 819), gegen letztere eine Betrachtung der Anatomie bei *Peripatus*. Sie sagen p. 830: „Die anscheinend regellose Vertheilung der Tracheen bei *Peripatus* und der Umstand, dass hier z. Th. auch schon ähnliche Drüsen vorhanden

sind, die den genannten Drüsen der Insecten vielleicht homolog sind, lässt die Uebereinstimmung der Lage und Zahlenverhältnisse als nicht ins Gewicht fallend erscheinen. Vor allem aber weisen die Tracheen einen Bau auf, der dieselben von den erwähnten Drüsen sehr verschieden erscheinen lässt. . . . Höchst wahrscheinlich haben wir demnach in der Tracheeneinstülpung eine Bildung sui generis zu erblicken." Bei beiden Deutungen nehmen sie ferner Anstoss an der durch sie bedingten Vorstellung eines Functionswechsels.

Auch Heymons (1895) kann nicht für Carrière's Auffassung eintreten.

Capitel IX.

Vorderdarm, Enddarm und Malpighische Gefässe, Mitteldarm.

a) Beobachtungen bei Chalicodoma.

1. Vorderdarm.

Vorderdarm und Enddarm entstehen allgemein als Einstülpungen des Ectoderms und in der Regel tritt die Anlage des Vorderdarms etwas früher auf als die des Enddarms. Nach Voeltzkow (1889) und Graber (1889) geht bei den Musciden (*Calliphora* und *Lucilia*) der Enddarm in der Anlage dem Vorderdarm voraus. Ferner soll bei den Musciden die Anlage beider Einstülpungen in sofern eine verschiedene sein, als das Musciden-Stomodaeum nicht wie das Proctodaeum aus einer primären Blastoderm-Invagination, sondern aus einer secundären oder ectodermalen Einstülpung entspringt (vgl. Graber 1889 p. 279).

Bei *Chalicodoma muraria* macht sich die Anlage noch vor Beendigung der Gastrulation etwa mit den Antennenanlagen zugleich bemerkbar. Sie besteht, wie schon Carrière oben andeutete, 1) in einer schmalen, zunächst sehr lang gezogenen Einsenkung, welche über dem kreisförmigen Wucherfelde des vorderen Entodermkeimes auftritt und in der Richtung der Medianebene des Keimstreifens verstreicht (vgl. oben p. 302, Fig. XIa u. XIV). Es ist die Einsenkung, was ein wenig später (Fig. XVI) klarer hervortritt, als ganz am Anfang, vor der Antennenanlage gelegen. Sodann 2) in einem sehr auffälligen Wulste, der anfangs einen Halbbogen bildet und die Ein-

senkung vorne umfasst. Der halbbogenförmige Wulst ist nach innen gekrümmt, seine beiden Enden verlaufen nach hinten. In der Folge wird die Einsenkung rundlich bis auf eine nach vorne gerichtete Ausstülpung, die auch den Wulst ergriffen hat und von dem Wulst, der sich hinten um sie geschlossen hat, begrenzt (vgl. oben). Die Anlage des Vorderdarms repräsentirt also jetzt — und das ist schon der Fall wenn die Kieferanlagen erscheinen — einen fast vollständig geschlossenen ringförmigen Wulst, der eine rundliche nach vorne spitz ausgezogene Einsenkung umfasst (Fig. XXII, XXIV, XXX).

Um ein sicheres und genaues Urtheil über die Herkunft des Vorderdarmes zu gewinnen und die weitere Entwicklung seiner Anlagen zu verfolgen, ist das Studium vor allen von Median- und Paramedianschnitten unerlässlich. Wir überzeugen uns an solchen sofort, dass die Anlage des Vorderdarms nicht aus dem durch die Gastrulation gebildeten Ectoderm entsteht, sondern dem vor diesem gelegenen und durch den „Gastrulationsprocess" unberührt gebliebenen Blastoderm entspringt, welches, wie Carrière früher schon ausführte, nicht in die Tiefe versenkt wird, sondern oberflächlich bleibt und sich direkt in Ectoderm umwandelt, das sich an das der Seitenplatten (also durch „Gastrulation" gebildete) (Fig. 91a) anschliesst.

Beim Erscheinen der Vorderdarmanlagen ist diese Umwandlung des Blastoderms noch nicht vollzogen und es unterscheidet sich sehr auffällig von dem Ectoderm der Seitenplatten, indem jenes aus kugligen, dieses aus cylindrischen Zellen besteht. Es befindet sich hier das Wucherfeld des Entoderms, dessen Elemente bereits ein dickes Polster bilden.

Die Vorderdarmfalte bildet eine hohe gerade Falte des Blastoderms, die Vorderdarmeinsenkung eine Vertiefung desselben. Im Bereich der Falte hat sich das Blastoderm verändert, indem seine Zellen länglich und cylindrisch geworden sind; hier gleicht dasselbe dem Ectoderm der Seitenplatten (Fig. 54).

Auch steht das Entoderm mit dem Blastoderm der Falte nicht in Verbindung, d. h. es wird dort kein Entoderm mehr erzeugt, obwohl das Entoderm die Falte, die ja auch eine Ausstülpung des Blastoderms genannt werden kann, ausfüllt, solid macht. Im Bereich der Einsenkung dagegen unterscheidet sich anfangs das Blastoderm nicht vom Entoderm, ist auch nicht im geringsten gegen jenes abgesetzt, denn es lässt hier noch fortgesetzt

neue Entodermelemente entstehen (Fig. 91a). Die Einsenkung, welche die Anlage des Vorderdarms bildet, tritt also im noch thätigen Wucherfelde des vorderen Entodermkeimes auf (Fig. 49, 54, 63, 91, 91a, 92).

Die Veränderungen der Vorderdarmanlagen bestehen zunächst darin, dass zuerst an der Vorderwand der Einsenkung die Zellen cylindrisch und lang werden, sodann an der Hinterwand und somit sich wie die des Ectoderms der Seitenplatten gestalten. Der Boden dagegen bleibt vorläufig noch ziemlich unverändert und bewahrt im Gegensatz zu den Wänden der Einstülpung seinen Zusammenhang und seine Beziehungen mit dem Entoderm. Dabei hat sich die Einstülpung stark ausgeweitet.

Während dessen hat sich der vordere Entodermkeim nach hinten seitlich ausgebreitet und das Entoderm-Polster ist bis auf eine dem Dotter aufliegende Schicht von Zellen verschwunden. Dieser Schicht liegt nunmehr der Boden der Vorderdarmeinstülpung, dessen Zellen jetzt auch eine mehr cylindrische Form angenommen haben, an. Er grenzt sich ziemlich scharf gegen sie ab und producirt kein neues Entoderm mehr.

Der später zum Ringwulst gewordene halbbogenförmige Vorderdarmwulst stellt eine Erhebung des (aus dem Blastoderm direct hervorgegangenen) Ectoderms dar, die in ihrem hinteren Umfang an Schnitten wenig auffallend ist.

Soweit ist die Vorderdarmanlage in der Regel gediehen, wenn die Tracheenanlagen bereits tiefe, lange Taschen darstellen.

2. Enddarm und Malpighische Gefässe.

Die Anlage des Enddarms erfolgt bei *Chalicodoma* später als die des Vorderdarmes und geht ihr nur voran, wenn sich die Anlage des Kopfes anormal verzögert hat (Fig. XX). Sie erscheint im Bereich des hinteren Entodermkeimes in der Regel nach der völligen Verschmelzung der Seitenplatten (Beendigung der „Gastrulation").

Mit der Anlage des Enddarms zugleich erscheinen noch die Anlagen eines Organes, das mit dem werdenden und fertigen Enddarm in engster Verbindung steht, nämlich der Malpighischen Gefässe. Es ist darum unmöglich, die Entwickelung des einen gesondert von der des anderen zu besprechen.

Die Malpighischen Gefässe entstehen bei *Chalicodoma* ebenso wie bei *Apis*, nicht erst als paarige Ausstülpungen des bereits angelegten Enddarms, sondern werden bereits vor der Enddarmanlage oder mit dieser zugleich als besondere Einstülpungen des das hintere Entodermpolster bedeckenden Ectoderms angelegt und erst nachträglich in die Enddarmeinstülpung, die von demselben Boden ausgeht, hineingezogen. Dieser Vorgang, welchen früher (1890) schon Carrière scizzirt hat, stellt sich an Oberflächenbildern des Keimstreifens folgendermaassen dar.

Am hinteren Rande des hinteren Entodermkeimes tritt eine nach innen gekrümmte halbbogenförmige Falte auf, welche wir, da sie im selben Verhältniss zum nachmaligen After steht, wie die Vorderdarmfalte zum Munde, Afterfalte nennen wollen. Die Afterfalte ist bedeutend breiter als die Mundfalte. Zwischen jener Falte und dem letzten Segment erheben sich gleichzeitig 2 Paare von Wülsten, von denen das vordere ziemlich dicht beisammen (nahe der Mittellinie), das hintere weit auseinander steht. Sehr bald treten zuerst an der Innenseite des vorderen Wulstpaares, etwas später an der des hinteren schlitzförmige Einsenkungen auf. Das sind die Anlagen der Malpighischen Gefässe. Nunmehr erscheint umgrenzt von der Afterfalte und den vier Malpighischen Wülsten eine Delle: es ist die Anlage des Enddarms (Fig. XVIII). Alsdann vereinigen sich die vier Malpighischen Wülste und die Afterfalte zur Bildung einer dicken Scheibe, in deren Mitte die Anlage des Enddarms zu liegen kommt. Sie bildet eine quergestellte, elliptische Einsenkung, in welche schon jetzt die Anlagen der Malpighischen Gefässe hinein gezogen sind, denn sie stellen vier zipfelförmige Aussackungen jener dar (Fig. XIX).

In der Folge erhebt und verbreitet sich die Peripherie der Scheibe und geht in einen Ringwulst über. Die Anlage des Enddarms vertieft sich gleichzeitig und weitet sich aus; sie verändert ihre anfängliche Form in eine kreisförmige (Fig. XXIII u. XXV).

Jetzt verlieren wir die Anlagen der Malpighischen Gefässe vorübergehend aus den Augen, denn dieselben haben sich mit der den Hinterdarm bildenden Einstülpung in die Tiefe gesenkt.

Während der geschilderten Vorgänge sind alle Stigmenanlagen entstanden und die Kiefer- und Beinanlagen aufgetreten.

Alsbald werden wir aber wieder auf die Anlagen der Malpighischen Gefässe aufmerksam, denn sie treiben nunmehr nach vorne blindsackartige Ausstülpungen. Es wachsen nämlich zuerst die vorderen Anlagen nach vorne in ein Paar Schläuche aus, sodann, wenn diese etwa das Abdominalsegment erreicht haben, auch die hinteren. Es ist hervorzuheben, dass das erste aus den vorderen Malpighischen Gefässanlagen entspringende Schlauchpaar innerhalb des Ringwulstes, das zweite ausserhalb desselben sich hervorstülpt; jenes mehr medial, dieses lateral gelegen ist. Indess sind beide etwa bis zum 8. Hinterleibssegment mit ihren Spitzen etwas nach aussen gerichtet (Fig. XXIX, XXVIII). Von diesem Segment an wachsen aber beide ziemlich gerade aus rasch „nach vorne, so dass sich das innere Paar kurz vor dem Ausschlüpfen des Embryo schon als gerader dünner Schlauch, an der Innenseite des dicken, gewundenen Speicheldrüsenschlauches gelegen, bis in das 3. Brustsegment erstreckt. Das äussere Paar, von Anfang an weiter nach der Seite gewachsen, hat sich von der Bauchfläche des Embryo weg nach der Seite, dorsal des Tracheenstammes, gezogen" (Carrière 1890, p. 157) (Fig. XXXV, XXXVII ff.).

3. Mitteldarm.

Die Art der Anlage des Mitteldarms hat Carrière oben bereits bei Abhandlung der Entstehung der Keimblätter ausführlich dargelegt, sodass ich mich an dieser Stelle mit einer kurzen Zusammenfassung begnügen darf.

Die Bildung des Mitteldarmes wird eingeleitet durch das Auftreten des vorderen und hinteren Entodermkeimes. Beide stellen urglasförmige Kappen vor, die den Dotter vorne und hinten ventral bedecken und anfangs ausserhalb des Bereiches der Seitenfalten liegen. Von beiden Keimen wachsen ein Paar Zellstränge aus, von denen die des vorderen nach hinten, die des hinteren nach vorne sich fortsetzen, aber verschieden rasch verlängern, bis sie aufeinander stossen (Fig. XIX, XXII—XXV, XXVII, XXVIII).

So erklärt es sich, dass sich bis zu diesem Ereigniss die von vorne wachsenden Stränge nur etwa bis zum Ende des 3. Thorakalsegmentes, die von hinten kommenden dagegen bis zum Ende des 1. Abdominalsegmentes verlängert haben und der Zusammenschluss in der Mitte des letzteren erfolgt

(Fig. XXVIII). Gelegentlich wird derselbe übrigens auch in der Gegend des 3. Thorakalsegmentes beobachtet.

Die Stränge verjüngen sich von ihren Ausgangspunkten bis zu ihren Enden allmählich und liegen seitlich im Keimstreifen, wo sie dicht neben den Mesodermröhren zwischen dem Ectoderm und Dotter entlang laufen. Indess sind nur die hinteren völlig vom Ectoderm bedeckt, die vorderen aber treten schon in ihrem vorderen Abschnitt seitlich und völlig mit ihren Enden unter dem Ectoderm hervor, so dass sie alsdann nur von den Eihüllen bedeckt sind (Fig. 129).

Die zum Wachsthum der Streifen erforderliche Zellvermehrung findet in der Hauptsache in den Entodermkeimen d. h. ihren Ausgangscentren statt.

Schon während ihres Längenwachsthums, vor allem aber nach ihrem Zusammentreffen haben die Streifen die Tendenz sich lateral in der Richtung zum Rücken hin am Dotter auszubreiten (Fig. 130[a], 130[b], 140—142 und Carrière 1890 tab. 8 fig. 12). Dabei werden sie dünn und bestehen schliesslich in der Hauptsache nur noch aus einer einzigen Zellschicht. (Mehrschichtig sind sie nur noch in der Nähe ihrer Ursprungscentren und an ihren ventralen Rändern.) Dieser Process schreitet fort, bis die vereinigten Streifen am Rücken zusammen getroffen sind.

Nachdem inzwischen die Entodermkeime die Enden des Dotters noch mehr dorsalwärts umwachsen haben, liegt der Dotter nunmehr in dem Entodermblatte wie in einem Kahne. Dieses Stadium wird erst nach einiger Zeit überwunden.

Es kommt übrigens gelegentlich vor, dass das Entoderm den Dotter früher vollständig ventral als dorsal umwächst. Einen solchen Ausnahmefall habe ich bei einem Embryo beobachtet, der schon über das Entwicklungsstadium, wie es Fig. XXXIX wiedergiebt, hinaus war. Der Enddarm bildete schon ein Knie und der Boden des bereits sehr tiefen Vorderdarms bestand nur aus einer dünnen Membran, den Durchbruch zum Mitteldarm (Dottersack) vorbereitend.

Während die Entodermstränge den Dotter dorsal umwuchsen, haben sich ihre ventralen noch immer etwas verdickten Ränder ein wenig an den Seiten des Dotters dorsalwärts hinauf gezogen. Nachdem aber der Dotter dorsal völlig umschlossen ist, dehnen sie sich wieder ventralwärts aus und

wachsen zwischen Mesoderm und Dotter weiter, bis sie in der Medianebene unter dem Dotter zusammentreffen. Dabei geht den Rändern die Verdickung verloren, sie bestehen nur noch aus einer Schicht von Zellen (Fig. 146—149).

Die Umwachsung des Dotters durch das Entoderm ist nahezu dorsal im Stadium, wie es Fig. XXXII darstellt, beendet. Die Umschliessung der ventralen Dotterfläche ist im Stadium der Fig. XXXV im vollen Gange und in dem der Fig. XXXVII abgeschlossen.

4. Vereinigung von Vorder-, Mittel- und Enddarm.

Während die Entodermstränge einen vollständigen Sack um den Dotter bildeten, hat sich die Vorderdarm- und Enddarmeinstülpung entwickelt, um den Dottersack, welchem die Entodermstränge ein Epithel verliehen und der somit den jungen Mitteldarm repräsentirt, einen Eingang und einen Ausgang zu verschaffen. Beide erscheinen, wie Carrière oben bereits darlegte, im Bereich der Entodermkeime, jener des vorderen, dieser des hinteren.

Es ist nun von besonderer Wichtigkeit zu betonen, dass beide Einstülpungen zu einer Zeit und an einem Orte auftreten, wo die Hervorwucherung des Entoderms aus dem Blastoderm noch im Gange ist. Beide erscheinen nämlich in den medianen Bezirken der Keimstätten des Entoderms, wo das Blastoderm noch in reger Vermehrung sich befindet, Entodermzellen in die Tiefe abstossend, während sich im Uebrigen das die Entodermkeime bedeckende Blastoderm nicht mehr an der Entodermerzeugung betheiligt, sondern seine ursprünglich kugligen Zellen sich in lange cylinderförmige umgewandelt haben und somit, wie Carrière sagte, zu Ectoderm geworden sind.

Bei der den Vorderdarm liefernden Einstülpung erweist sich deren Hinterwand und Boden, bei der Hinterdarmeinstülpung deren Boden noch unverändert und in reger Thätigkeit, das Entoderm zu vermehren.

Das Auftreten der beiden Einstülpungen liegt zeitlich weit auseinander. Die des Vorderdarms erscheint bei Embryonen im Stadium der Fig. X und XI, die des Hinterdarms erst bei solchen wie Fig. XVIII einen theilweis darstellt.

Die Erzeugung von Entoderm erlischt in den Wandungen des Vorderdarms schon in einem Entwicklungsstadium, welches über das der Fig. XXIV nur wenig hinaus ist. Nunmehr nehmen auch die Zellen der

hinteren Wandung eine langcylindrische Form an, während die des Bodens meist ziemlich kugelförmig verbleiben und nur wenige eine kubische Gestalt bekommen. Der Boden besteht vorläufig noch aus zwei Zellschichten, in der Folge wird er einschichtig, indem sich ihre Zellen zwischeneinander und nach den Seitenwandungen hinschieben. Die Zellen platten sich alsdann stark ab und weichen vollständig aus der Mitte des Bodens zur Peripherie, so dass der Boden in seiner Mitte jetzt eine dünne kernlose Membran darstellt. Dieselbe liegt der von den Dotterzellen um den Dotter gebildeten Hülle ganz dicht an (Fig. 165, 166a). Dieses Stadium ist von Embryonen, wie einen Fig. XXXIX abbildet, erreicht worden. Fast unmittelbar nach diesem zerreisst der Boden und damit ist eine Kommunication des Mitteldarms (Dottersackes) mit der Aussenwelt durch den Vorderdarm hergestellt (Fig. 167).

Das Vorderdarmepithel besteht nunmehr aus einer Schicht sehr schlanker Cylinderzellen, in die sich allmählich die langen dickeren Prismen, welche die Vorderdarmeinstülpung nach Abschluss der Entodermerzeugung überall auskleideten, umgewandelt haben. Das Vorderdarmepithel schliesst sich unmittelbar an das des Mitteldarms an.

Die Wandlungen, welche das aus den Entodermstreifen hervorgehende Mitteldarmepithel durchmacht, sind folgende.

Die Zellen der Entodermstreifen sind kuglig. Ihre Kerne sind unverhältnissmässig gross. Während sich die Entodermstreifen anschicken, den Dotter seitlich zu umfassen, bewahren sie im ganzen ihre ursprüngliche Form, sobald sie aber am Rücken aufsteigen, platten sie sich ab und werden erst elliptisch, später cylindrisch (Fig. 129, 130a, 130b, 140, 141, 146—149, 168, 169). Diese Veränderung der Form der aufwärts drängenden Entodermzellen wird augenscheinlich durch den Widerstand, den Dotter und Eihülle leisten, bedingt. Sie tritt nicht in den ventralen Rändern des Entodermstreifens ein, die bisher ihre ziemlich freie Lage kaum veränderten und bleibt auch dann aus, wenn die Streifen ventralwärts wachsen, da auf sie nirgends ein besonderer Druck ausgeübt wird. Infolgedessen zeigt das junge ventral angelegte Darmepithel eine Schicht kugliger oder polyedrischer Zellen, das ältere dorsale hingegen eine Schicht sehr stark abgeplatteter. Jenes ist dick, dieses äusserst dünn. Lateral ist der ziemlich plötzliche

Uebergang zwischen den beiden verschieden aussehenden Zellelementen zu constatiren.

In der Folge tritt der Unterschied zwischen ventralem und dorsalem Darmepithel noch auffallender hervor, indem sich die Zellen des ersteren zu langen Prismen entwickeln. Selbstverständlich setzt das ventrale Epithel eine sehr viel grössere Anzahl von Zellen zusammen, als das dorsale.

Bei den reifen Embryonen ist der Unterschied ziemlich ausgeglichen und das Darmepithel setzt sich nun bis auf den an den Vorderdarm grenzenden Abschnitt überall aus niedrigen Cylinderzellen zusammen. In der Nähe des Vorderdarmes besteht das Mitteldarmepithel in seinem gesammten Umfang nur aus sehr langen Cylinderzellen.

An der Entstehung des Mitteldarmepithels betheiligen sich auch die **Dotterzellen**. Freilich nicht direct, indem sie mit Baumaterial liefern, sondern indem sie wohl zweifellos die Ernährung der Entodermstränge vermitteln.

Zur Zeit des Auftretens der Entodermstränge bilden die Dotterzellen an der Peripherie des Dotters in ziemlich gleichmässiger Vertheilung lagernd und mit einander im Zusammenhange stehend, einen vollständigen Sack um den Dotter oder wenn man will, ein primäres Mitteldarmepithel (Fig. 127, 128 ff.).

Die Entodermstränge schieben sich, jemehr sie sich dorsal und später ventral ausdehnen, immer ganz dicht auf dem durch die Dotterzellen gebildeten Boden vor. Ferner vermehren sich die Dotterzellen auch, so dass sie zur Zeit, wo der Mund durchbricht, noch immer einen vollständigen Sack bilden, in dem die Zellen viel dichter zusammen liegen als anfangs. Ja, im vorderen Mitteldarmabschnitt sind sie so zahlreich vorhanden, dass ihre grossen, wenig färbbaren kugeligen Kerne zum Theil übereinander liegen. Mit dem Wachsthum der Entodermstränge geht ausserdem insofern eine Veränderung in dem Verbande der Dotterzellen vor sich, als sie sich etwas zahlreicher an der Innenfläche der Entodermstränge ansammeln.

Wenn die Serien, welche uns die Entwicklung der Mauerbiene klarlegen sollen, etwa nach dem Durchbruch des Mundes abbrächen, so würde man jetzt ernstlich die Frage erwägen, ob nicht Dotterzellen auch das definitive Mitteldarmepithel liefern. Im Besitz der älteren Stadien überzeugen

wir uns nun aber evident, dass die Kerne der Dotterzellen in Zerfall geraten, eine krümliche Masse bildend, die mit dem noch vorhandenen Dotter resorbirt wird (Fig. 167). In dem ältesten mir nur in einer Schnittserie vorliegenden Embryo ist der Darm leer von Dotter und auch jeder Spur von Dotterzellen und ihren Kernen.

Der Enddarm wird bedeutend länger als der Vordarm und erfährt eine starke Krümmung (Fig. XXXXIV). Die Entodermerzeugung erlischt in seinem Boden sehr bald nach seiner Anlage.

Das Epithel des Enddarms (Fig. 166 b) macht im Wesentlichen dieselbe Umwandlung wie das des Vorderdarms durch. Indessen wird der Boden niemals (im Ei) membranartig, sondern bleibt auch in den ältesten Embryonen ziemlich dick und enthält zahlreiche Kerne, welche gegen das Ende der Entwicklung im Ei nur an einer kleinen Stelle seines Centrums fehlen.

Hier wird zweifellos der Durchbruch zum Mitteldarm hin erfolgen, der indess bei den ältesten mir vorliegenden Embryonen noch nicht eingetreten war.

Auch stösst der Boden des Enddarms nicht direct auf den Dottersack (wie am Ende der Embryonalperiode der Boden des Vorderdarms), sondern auf eine Entodermschicht, die sich dort von Anfang an erhalten und sich später in das Mitteldarmepithel umgewandelt hat.

b. Geschichtliches.

Da bereits Carrière oben bei der Abhandlung von der Entstehung der Keimblätter der Resultate und Ansichten der Forscher über die Entwicklung des Mitteldarms gedacht hat und dieselben neuerdings eine vorzügliche Zusammenstellung und kritische Beleuchtung durch Heymons (1895) erfahren haben, darf ich mich darauf beschränken, nur die herrschenden Anschauungen wieder zugeben.

Von diesen — es sind nur zwei — geht die ältere und bisher ziemlich allgemein anerkannte dahin, dass die Entwicklung des Mitteldarms ausgeht „von zwei ursprünglich gesonderten Anlagen, der vorderen und hinteren Entodermanlage, welche vom ersten Anfange an in innigen Beziehungen zur Einstülpung des Vorder- und Enddarms stehen."

Diese Ansicht vertritt das Lehrbuch von Korschelt und Heider (1891), dem ich den voranstehenden Satz entnommen habe. Zu ihrer Befestigung hat Carrière (1890) wesentlich beigetragen. Er ist noch in diesem Werke für sie eingetreten und auch aus meiner Darstellung ist wohl eine Uebereinstimmung mit ihr zu folgern.

Die jüngere stammt von Heymons (1894, 1895) und sucht sich erst Bahn zu brechen. Sie wurde vorbereitet durch die Befunde von Voeltzkow (1889 u. 1889a) und Graber (1889 u. 1890). Diese Zoologen hatten nämlich die interessante Thatsache festgestellt, dass das Mitteldarmepithel bei gewissen Insecten (Musciden, *Melolontha, Stenobothrus*) sich vom Stomodaeum und Proctodaeum herleitet. Nachdem sich nun Heymons (1894 u. 1895) von einer solchen Bildungsweise des Mitteldarmepithels auch bei *Forficula, Gryllus, Gryllotalpa, Phyllodromia* und *Ectobia* überzeugen musste, kam er zu dem höchst bedeutsamen Schluss, „dass der Mitteldarm der (pterygoten) Insecten in allen Fällen ectodermaler Natur ist und weiter, dass er in allen Fällen aus dem Ectoderm vom Stomodaeum und Proctodaeum hervorgeht, wenngleich bisweilen schon während einer Embryonalperiode, in welcher die letztgenannten Theile noch nicht als selbstständige Darmabschnitte sich entwickelt haben“ (1895 p. 119).

Als eine wesentliche Stütze seiner Anschauungen nimmt Heymons nun Carrières Resultate (1890) über die Entwicklung der Mauerbiene in Anspruch. Er sagt:

„Die interessanten Beobachtungen, welche Carrière an diesem Insect machte, sind nämlich deswegen lehrreich, weil sie zeigen, dass selbst bei einer gleichzeitigen Absonderung des Mesoderms und der Mitteldarmanlagen von der oberflächlichen Schicht doch die genannten Darmanlagen mit dem eigentlichen Mesoderm nichts zu thun haben. Denn während bei *Chalicodoma* das Mesoderm ausschliesslich in der mittleren Partie des Keimstreifens ins Innere gelangt, sind die Mitteldarmanlagen räumlich davon abgetrennt und sondern sich weiter vorn und hinten von der Blastodermschicht ab. Hier kann demnach ein Ursprung des Mitteldarms aus einem „Entomesoderm“ überhaupt nicht in Frage kommen, weil die beiden theils gar nicht miteinander im Zusammenhang sich befinden. Der Mitteldarm entsteht vielmehr

bei *Chalicodoma* aus dem zum Ectoderm werdenden Blastoderm und zwar aus einer Partie desselben — die Darstellung von Carrière lässt hierüber keinen Zweifel aufkommen — welche später als Stomo- und Proctodaeum sich ins Innere einsenkt."

Dann fährt er fort:

„Es leuchtet ohne weiteres ein, dass der Mitteldarm von *Chalicodoma* damit also auch, gerade wie bei den Orthopteren, vom stomodaealen und proctodaealen Ectoderm abgeleitet werden kann, nur hat sich bei *Chalicodoma* das letztere, wenn die Mitteldarmanlagen abgesondert werden, noch nicht in Vorder- und Enddarm selbst umgestaltet." Und weiter:

„Es kann ferner das Verhalten von *Chalicodoma* als ein Beweis dafür angesehen werden, dass auch in denjenigen Fällen, in welchen die Mitteldarmanlagen nicht räumlich getrennt sind, sondern vorn und hinten mit dem Mesoderm noch in Zusammenhang stehen, wir gleichwohl nicht berechtigt sind, eine „Entomesodermschicht" in dem für andere Thiere gebräuchlichen Sinne anzunehmen. Wie bei den Orthopteren müssen wir vielmehr selbst hier noch, wenigstens in gewissem Sinne, für den ectodermalen Ursprung der Mitteldarmanlagen eintreten."

Den Ausführungen und Folgerungen von Heymons vermag ich mich nicht zu verschliessen. Dieselben sind übrigens auch von einem unserer thätigsten und kritikvollsten Embryologen R. S. Bergh (1895) anerkannt worden.

Man wird mir nun vielleicht vorwerfen wollen, dass ich dennoch fortgesetzt von Entoderm gesprochen habe, aber dies hat darin seinen Grund, dass ich, wenn ich die Anschauungen Heymons in dieser Arbeit in der gesammten Darstellung zum Ausdruck bringen wollte, gezwungen gewesen wäre, den von Carrière verfassten Theil wesentlich umzuarbeiten, was mir die Pietät verboten haben würde, wenn dem nicht schon an und für sich bindende Abmachungen mit den Angehörigen des verstorbenen Forschers entgegengestanden hätten. Den von mir niedergeschriebenen Theil aber in einen Gegensatz zu dem von Carrières Hand zu bringen, verbot sich ebenfalls.

Uebrigens würde ich mich, — auf den Beobachtungen an *Chalicodoma*

fussend — auch nicht entschlossen haben, einfach von einem ectodermalen Ursprung des Mitteldarmepithels zu reden, da der Process der Darmentwicklung bei der Mauerbiene — kurz recapitulirt — folgendermaassen verläuft:

Das Mitteldarmepithel verdankt seinen Ursprung einer vorderen und hinteren Wucherung des Blastoderms. Die Zellen der Wucherung breiten sich um den gesammten Dotter aus. Während beide Wucherfelder noch im Gange sind, erscheint in ihnen eine Einstülpung, die des Vorder- und des Enddarms. Während die Einstülpungen entstehen, wandeln sich die oberflächliche Schicht der Wucherfelder ebenso wie die die Einstülpungen auskleidende, excl. ihre Böden, in Ectoderm um. Diejenigen Zellen des Blastoderms aber, welche den Character von Ectodermzellen annahmen, erzeugen keine Zellen mehr, welche in die den Mitteldarm liefernden Wucherungen übergehen. Da die Umwandlung des Blastoderms im Bereich der Wucherfelder am letzten im Boden der Vorder- und Enddarmeinstülpungen erfolgt, so erhält sich hier die Erzeugung von Zellen, die den Mitteldarm liefern, am längsten. Sie erlischt damit, dass auch der Boden jener Einstülpungen zu Ectoderm wird.

Aus den voranstehenden Sätzen ist zu folgern: Der gesammte Darmtractus von *Chalicodoma* leitet sich von zwei Quellen her, die sich gleich verhalten. Die Entstehung von Vorder- und Enddarm ist nicht in einen Gegensatz zu der des Mitteldarms zu bringen. Indessen entwickelt sich der Mitteldarm mit keiner Zelle aus dem Ectoderm, sondern leitet sich vollständig vom Blastoderm ab.

Denn wenn man an dem Begriff des Ectoderms festhalten will, und insbesondere auch die oberflächliche Schicht der beiden Wucherfelder (nach ihrer Metamorphose) zum Ectoderm rechnet, so darf man nur das als ectodermal entstanden bezeichnen, was aus der oberflächlichen Zellschicht nach ihrer Umwandlung sich herleitet.

Capitel X.

Nervensystem.

a) Geschichtliches (Bauchganglienkette und Gehirn).

Ueber die Art der Anlage der Bauchganglienkette und die Zahl der ursprünglich angelegten Ganglien herrscht im ganzen bei den Insecten grosse Uebereinstimmung.

Die Bauchganglienkette nimmt ihren Ursprung aus paarigen leistenförmigen bald nach Beendigung der „Gastrulation" im Ectoderm jederseits dicht neben der Medianlinie auftretenden Verdickungen, den Primitivwülsten. Diese begrenzen eine in der Medianlinie verlaufende Längsfurche, die Primitivrinne. Die Primitivwülste erscheinen sehr bald nach ihrem Ursprung segmentirt, sie verdicken sich in der Mitte der Segmente. Diese Verdickungen sind die Anlagen der Ganglien. Man zählt von ihnen im Bereich des primären Rumpfabschnittes soviel Anlagen als Segmente vorhanden sind, also ausser je 3 Paar in den Kiefer- und Brustsegmenten, 10 oder 11 Paare in den Abdominalsegmenten, je nachdem ob sich im 11. Abdominalsegment oder dem Telson noch die Anlage eines Ganglienpaares nachweisen lässt, was in einer Reihe von Fällen so bei *Hydrophilus, Melolontha, Lina, Stenobothrus, Mantis* und *Hylotoma* und den Schmetterlingen nach Graber (1890) und Heider (1889) schwierig ist.[1]) Sehr deutlich ist hingegen die Ganglienanlage im 11. Hinterleibssegment bei *Doryphora* nach Wheeler (1889). Heymons (1895) hat ein Bauchmarkganglion im 11. Abdominalsegment mit voller Deutlichkeit bei *Gryllotalpa* und *Periplaneta* constatirt.

Die nachweislich angelegte Ganglienzahl des primären Rumpfabschnittes ist also 16 oder 17. An der Bildung der Bauchganglienkette nehmen nur die inneren Schichten des im Bereich der Primitivwülste mehrschichtig werdenden Ectoderms theil, indem sich diese von der äusseren zur Hypodermis werdenden durch einen Abspaltungsprocess lostrennen. Ausserdem nehmen auch die Zellen aus der Tiefe der Primitivfurche an

[1]) Meiner Ansicht nach sind bei *Hyprophilus piceus* und *Hylotoma berberidis* nach Grabers Abbildungen zu urtheilen, Anlagen von Ganglien im 11. Segment wie Graber ja auch halb und halb zugesteht, nicht zu leugnen (vgl. Graber 1890, Fig. 39 u. 137).

der Bildung der Bauchganglienkette theil, da sich der Mittelstrang von ihnen ableitet.

Viel complicirter gestaltet sich die Entwicklung des Gehirnes, indessen sind wir über diesen Vorgang weniger umfassend unterrichtet. Eine genauere Darstellung desselben verdanken wir Patten (1889), welcher ihn an *Acilius* studirte. Nach Patten haben wir in dem von uns als primären Kopfabschnitt bezeichneten vorderen Ende des Keimstreifens, der hinten von dem Mandibelsegment begrenzt wird, noch 4 Paare von Ganglienanlagen zu unterscheiden, welche als Fortsetzung der Bauchganglienkette nach vorne erscheinen, obgleich nur das hinterste Paar mit jener in einer Flucht liegt, die übrigen indessen mehr seitlich gelegen sich jederseits im Bogen um die Mundöffnung gruppiren (vgl. Patten 1888, tab. VII, fig. 2 oder Korschelt u. Heider (1891) p. 822, Fig. 502a). Ausser diesen 4 Paar Wülsten ist noch ein 5. Wulstpaar vorhanden. Dieses liegt aber ganz lateral, ausserhalb von den beiden mittleren der genannten Ganglienanlagen. Es ist die Anlage des Ganglion opticum. Dieselbe zerfällt in je 3 Hügel.

Diese Dreiteilung soll nach Patten der Ausdruck einer Segmentirung sein und den vorderen 3 Paaren der medialen Ganglienanlagen entsprechen.

Es geht nun in der Folge aus den vorderen 3 Paaren der medialen Ganglienanlagen durch Verschmelzung das Gehirn d. h. das Oberschlundganglion hervor, indess das 4. Paar die letzteres mit der Bauchganglienkette verbindende Schlundcommissur liefert und die 3 lateralen Hügel zum Ganglion opticum, das jederseits dem Gehirn anhängt, werden.

Das Gehirn geht wie die Bauchganglienkette aus den ectodermalen Verdickungen (die wir kurz als seine Anlagen bezeichneten, obschon sie in der Gehirnbildung nicht völlig aufgehen) durch einen Abspaltungsprocess ihrer inneren Schichten hervor.

Das Ganglion opticum aber wird in seinen beiden vorderen Abschnitten durch 2 Paare von Einstülpungen erzeugt. Den dritten bildet eine solide Einwucherung.

Ich bin mit Korschelt und Heider (1891) der Meinung, dass wir in den 4 medialen Paaren der Ganglienanlagen des primären Kopfabschnittes

von *Acilius* den „Stammtheil des Gehirnes" zu erblicken haben, in den optischen Ganglien indess einen secundären Gehirnabschnitt. Dafür spricht ausser den Lagerungsverhältnissen die in der Hauptsache andere Art der Entstehung des optischen Ganglions. Die 4 medialen Ganglienanlagen sind aber zweifelsohne eine Verlängerung der Bauchganglienkette nach vorne. Sie stehen zu den Segmenten des primären Kopfabschnittes im selben Verhältniss wie die Ganglien der Bauchkette zu den Rumpfsegmenten.

Die höchst bedeutungsvollen Befunde Pattens sind von Wheeler (1889) bei *Doryphora decemlineata* bestätigt worden. Wir haben ebenfalls 4 mediale Ganglienanlagen zu unterscheiden (Wheeler bezieht freilich wie Patten das hinterste 4. Paar in den Rumpfabschnitt ein) und 3 laterale; jene sind die Anlage des Oberschlundganglions nebst Schlundcommissur, diese werden zum optischen Ganglion. Noch deutlicher als bei *Acilius* tritt die Segmentation der Anlage des optischen Ganglions, die sich in seiner Dreiteilung ausdrückt, bei *Doryphora* hervor. Je ein Hügel derselben gehört zu den 3 vordersten Paaren der Gehirnanlage.

Aus der Segmentirung der Anlage des optischen Ganglions geht meiner Meinung nach nur hervor, dass das optische Ganglion seinen Ursprung aus drei verschiedenen Kopfsegmenten nimmt und zwar aus denselben wie das Oberschlundganglion (ohne Schlundcommissur), indessen tangirt diese Thatsache die von mir oben geltend gemachte Schätzung des optischen Ganglions, in der ich mich Korschelt und Heider (1891) anschliesse, nicht.

Die Entstehung des Gehirns und insbesondere des optischen Ganglions ist dieselbe wie bei *Acilius*, sie erfolgt also durch Invagination.

Ausserdem beschreibt Wheeler die Anlage des Frontalganglions als eine unpaare Verdickung der dorsalen Schlundwand nahe der Basis der Lippe.

Eine Segmentation der Gehirnanlage beobachteten ferner Viallanes bei *Mantis* und Cholodkowsky bei *Phyllodromia* (*Blatta* 1888 u. 1891) ohne sich indess auch von einer Segmentirung der Anlage des Ganglion opticum überzeugen zu können. Nach Viallanes soll letztere nur mit dem vordersten, nach Cholodkowsky mit dem 3. Gehirnabschnitt in Verbindung stehen.

Auch Heider (1889) nahm bei *Hydrophilus* „die Andeutung eines Zerfalles" der Anlage des Oberschlundganglions in 3 ganglienartige An-

schwellungen wahr, indess vermisste er jede Spur desselben an der Anlage des Ganglion opticum. Heider erkannte, dass das Ganglion frontale aus einer unpaaren Einstülpung des Vorderdarms hervorgeht. Dagegen hat Graber (1890) eine Segmentirung der Gehirnanlagen meist vermisst, so, wie er ausdrücklich hervorhebt, bei *Lina*, *Stenobothrus* und *Mantis*.

Carrière hat sich bisher über die Entwicklung des Nervensystems nur flüchtig geäussert. Er sagt (1890, p. 159): „Ueber die Anlage des Nervensystems hat die Untersuchung von *Chalicodoma* die neueren Darstellungen im wesentlichen bestätigt, zu erwähnen wäre vielleicht nur, dass meine Beobachtungen über die in den Kopf einbezogenen Ganglien in Bezug auf deren Anzahl besser mit denen von Patten als von Heider stimmen, während andererseits nicht ein kleiner, sondern ein sehr grosser Theil des oberen Schlundganglions durch Einstülpung und Ueberwachsung des verdickten Kopflappenabschnittes (des Gehirnsegmentes) zur Entstehung kommt."

Ferner spricht sich Carrière über die Anordnung der Ganglienanlagen im primären Kopfabschnitt noch dahin aus, dass jedes der Kopfsegmente eine Ganglien- (und eine Extremitäten-)Anlage besitze. Ich stelle Carrières Angaben in folgender Uebersicht zusammen.

Segmente.	Extremitäten.	Ganglionanlage.	Definitiver Gehirnantheil.
1. Kopfsegm. (= Oberlippenseg.).	Oberlippe (hohl und anfangs paarig).[1])	Ganglion frontale.	Ganglion frontale.
2. Kopfsegm. (= 1. seitliches od. Gehirnseg.).	transitorisch (solid, rein ectodermal).	1. Ganglienwulst.	Oberschlund-Ganglion.
3. Kopfsegm. (= 2. seitliches od. Antennenseg.).	Antenne (solid, Ectod. mit Mesodermkern).	2. „ „	
4. u. letztes Kopfsegm. (= 3. seitliches od. Vorkieferseg.	transitorisch (solid, Ectod. mit geringem Mesodermkern.	3. „ „	Schlundcommissur.

Die Untersuchungen von Heymons (1895) haben eine Bestätigung der wesentlichen Resultate von Wheeler und Viallanes gebracht. Die Veränderungen der Bauchganglienkette beruhen bekanntlich vornehmlich

[1]) In der Oberlippe ist übrigens später Mesoderm enthalten.

darin, dass ein Theil der Ganglien miteinander verschmilzt. Aus der Verschmelzung der 3 Paar Anlagen in den Kiefersegmenten geht das Unterschlundganglion hervor.

Ferner pflegen die hintersten Abdominalganglien sich regelmässig zu vereinigen. Es ist wahrscheinlich, dass in den Fällen, wo man die Ganglienanlage im 11. Hinterleibssegment vermisste, dieselbe sich bereits mit der des 10. vereinigt hatte.

b) Beobachtungen bei Chalicodoma.

1) Das Bauchmark.

a) An Totalpraeparaten.

Bei *Chalicodoma muraria* spielt sich die Entwicklung der Bauchganglienkette, so weit wir sie an Oberflächenbildern des Keimstreifens beobachten können, folgendermassen ab.

Die Primitivwülste gehören mit zu den ersten Erscheinungen am Keimstreifen, denn sie treten auf, ehe die Mittelplatte hinten vollständig von den Seitenplatten bedeckt ist, also noch vor Abschluss der „Gastrulation".

Die Längswülste erscheinen unmittelbar neben der Medianlinie und lassen kaum eine Furche zwischen sich erkennen (Fig. XVI). Sie pflanzen sich in ihrer Entstehung von vorne nach hinten fort. Sie sind aber sehr schnell vorübergehende Erscheinungen, denn sobald die „Gastrulation" beendet ist und nicht selten noch vor dem Abschluss dieser werden sie segmentirt, d. h. sie zerfallen in die Anlagen der Ganglien und der sie verbindenden Längscommissuren.

Die Segmentation der Primitivwülste ist eine Folge der Segmentation des Keimstreifens, welche, wie früher ausgeführt wurde, von den Seiten des Keimstreifens ausgeht und sich von dort nach der Medianebene hin fortpflanzt. Sie ergreift zuletzt den medianen Bezirk der Mittelplatte. So ist es natürlich, dass die Thäler zwischen den einzelnen Anschwellungen, in welche die Primitivwülste sich gliedern, in die Grenzen der Segmente fallen. In der Folge vertieft sich die Primitivfurche und die Anlagen der Ganglien treten schärfer hervor. Sie stellen oberflächliche, längs verlaufende, leistenförmige Aufwulstungen der medialen Grenzen der Segmenthälften dar. Als solche erhalten sie sich ziemlich lange, nämlich bis über die Zeit

hinaus, wo alle Stigmen angelegt und die Kieferanlagen schon recht imponirende Gebilde geworden sind (Fig. XVI—XXVII). Wir überzeugen uns, dass im primären Rumpfabschnitt den 17 Segmenten entsprechend 17 Paar von Ganglienanlagen vorhanden sind, nämlich 3 in den Kiefer-, 3 in den Brust- und 11 in den Abdominalsegmenten. Also es besitzt auch das letzte Hinterleibsegment ein Paar Ganglienanlagen; freilich sind dieselben kürzer als die übrigen, dasselbe gilt auch zuweilen von denen des vorletzten Segmentes (Fig. XXVII u. XXVIII). Die weitere Entwicklung der Bauchganglienkette besteht darin, dass sich die Ganglienwülste gegen die Segmente schärfer absetzen, sich bedeutend erheben und verbreitern (Fig. XXVIII). Auch dieser Process schreitet von vorne nach hinten fort, indess gehen die Ganglienwülste der Kiefersegmente in der Entwicklung allen anderen beträchtlich voran (Fig. XXVIII). Während sie aber in den Kiefer- und Brustsegmenten eine im ganzen rechteckige Form annehmen, bekommen sie in den Hinterleibsegmenten eine etwa dreieckige Gestalt. Eine Ecke ist nach aussen und ein wenig nach rückwärts gerichtet (Fig. XXXV).

Etwa zu der Zeit, wo die Brustbeine den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht haben, gehen wichtige Veränderungen mit den Anlagen der Bauchganglienkette vor. Es treten nämlich die Längscommissuren auf. Diese besitzen anfangs eine solch bedeutende Dicke, dass die Ganglienanlagen kaum in ihnen hervortreten.

Wir sehen also nunmehr zwei noch ziemlich weit auseinander liegende Längsstränge den Keimstreifen durchsetzen, in denen wenig deutliche Anschwellungen vorhanden sind. Sehr bald werden aber die Ganglien etwas dicker als die Längscommissuren. Alsdann entwickeln sich auch die Quercommissuren. Dieselbe sind sehr breite, rein zellige Brücken. Weder in den Längscommissuren noch in den Ganglien sind bisher äusserlich Fasern zu bemerken. Die Anlage der Bauchganglienkette hat somit Strickleiterform angenommen (Fig. XXXVII).

Danach nehmen die Ganglien eine spindelige Form an, die Längscomissuren werden dünner und erscheinen scharf begrenzt (Fig. XXXVIII).

Die letzten Veränderungen bestehen darin, dass zuerst die Längscommissuren faserig werden und die Ganglien sich etwas nähern. Auch die Quercommissuren erscheinen scharf begrenzt, aber fast noch so breit

als die Ganglien lang sind und zellig. Darauf schnüren sich die Quercommissuren etwas ein, so dass sie von vorne und hinten ausgebuchtet aussehen. Während die Ganglien immer mehr zusammenrücken, werden in der Quercommissur dunkle Kerne sichtbar, welche dieselben in einen vorderen und hinteren Strang abteilen. Die Quercommissuren erscheinen von nun an gedoppelt. Nachdem sich in jedem ihrer Stränge Fasern bemerkbar gemacht haben, ist die Bauchganglienkette in der Hauptsache fertig. Die Ganglien haben inzwischen eine ziemlich elliptische Form angenommen und berühren sich in der Mitte (Fig. XLIII u. XLIV).

Während der Entwicklung der Bauchganglienkette ist es zur Verschmelzung der 3 Kiefergangliен gekommen. Sie haben sich zur Bildung des Unterschlundganglions vereinigt. Ferner sind zuerst 11. und 12., sodann auch noch das 10. Hinterleibsganglion miteinander verschmolzen. Sowohl in dem hinteren als auch dem vorderen der entstandenen Gangliencomplexe kann man aber die in ihnen enthaltenen Ganglien sogar noch zu der Zeit erkennen, wo der Embryo völlig reif ist (Fig. XLIII u. XLIV).

b) An Schnittserien.

Ehe die Primitivwülste auftreten, bildet das Entoderm eine schwach gewölbte, ziemlich gleichmässig dicke Platte, welche aus hohen schlanken Cylinderzellen besteht (Fig. 71).

Die Primitivwülste werden erzeugt, indem jederseits in nächster Nähe der Medianebene das Ectoderm mehrschichtig wird.

Zuerst erscheinen dort in der Tiefe des Ectoderms 2 Zellstreifen, von denen ein jeder nur aus 2 Reihen von Zellen besteht. Diese Zellen, welche eine linsenförmige Gestalt besitzen, sind von den Cylinderzellen abgetheilt worden.

Wir dürfen sie als Neuroblasten bezeichnen. Sie unterscheiden sich auch dadurch von den übrigen Ectodermzellen, dass sie sich weniger färben.

Das Erscheinen der Neuroblasten hat nicht sofort das Erscheinen der Primitivwülste im Gefolge, da sie zu klein und zu wenig zahlreich sind, um das sie bedeckende Ectoderm merklich nach aussen drängen zu können.

Indessen lässt es nicht lange auf sich warten, es genügt ein nur noch geringes Wachsthum der Neuroblasten.

Die Neuroblasten entstehen ziemlich an der Oberfläche des Epithels und wandern rasch in die Tiefe.

Die Neuralrinne entsteht bekanntlich, indem eine Verdickung des Ectoderms im Bezirke eines medianen Streifens ausbleibt, und dieser nun dadurch, dass sich zu seinen Seiten die Primitivwülste erheben, tiefer zu liegen kommt (Fig. 68, 69, 126, 130—142, 144).

Der Boden der Neuralrinne wird bei *Chalicodoma* von etwa 6 Zellreihen gebildet, die sich vorläufig nicht verändern. Seitlich werden sie von den Primitivwülsten begrenzt.

Die Primitivwülste lassen sehr bald eine Gliederung erkennen, indem sie sich segmental verdicken.

Die Neuroblasten haben inzwischen Reihen kleinerer Zellen hervorgebracht. Das geschieht aber nicht entfernt in einer derart regelmässigen Anordnung, wie es zuerst Wheeler (1891) bei *Xiphidium* beobachtet hat (Fig. 140). Ich glaube nicht, dass die von mir als Neuroblasten bezeichneten Zellen zu Grunde gehen. Sie sind später nicht mehr von den Zellen, welche sie hervorgebracht haben, zu unterscheiden.

Die gangliösen Zellen werden von den Neuroblasten nach innen abgeschnürt und sind kleiner als diese. Nachdem sich die Grössenunterschiede unter fortgesetzter Vermehrung ausgeglichen haben, drängen sich die Zellen mehr zusammen, zwei dicke Stränge erzeugend, die segmentale Anschwellungen zeigen.

Sie befinden sich noch in Entwicklungsstadien, wie Fig. XXXII eins darstellt, im Verbande des Ectoderms.

Aus diesen als Seitenstränge zu bezeichnenden Bildungen gehen die Seitenstränge des Bauchmarks hervor. Ihre segmentalen Anschwellungen liefern die Ganglien, ihre intersegmentalen dünneren Abschnitte die Längscommissuren des Bauchmarks.

Etwa im Stadium der Entwicklung, wie es Fig. XXXV darstellt, lösen sich die Seitenstämme aus dem Ectoderm heraus, dessen äussere, nicht in ihrer Bildung aufgegangene Schicht zur Hypodermis wird. Die Seitenstränge werden nunmehr rechts und links unmittelbar vom Mesoderm begrenzt, von dessen Zellmaterial sie sich wenig unterscheiden, da auch das ihre aus kugeligen oder unregelmässig gestalteten Zellen besteht, eine

Differenzirung von Nervenfasern und Ganglienzellen aber bislang nicht eingetreten ist (Fig. 145).

Uebrigens sind die Seitenstränge noch indirect mit dem Ectoderm (oder genauer der Hypodermis) verknüpft, nämlich durch den Boden der Neuralrinne.

Der Boden der Neuralrinne liefert den Mittelstrang des Bauchmarks.

Die letzte ausführliche Schilderung seiner Schicksale, über welche keine völlige Uebereinstimmung bei den verschiedenen Autoren herrscht, verdanken wir Heymons (1895).

Nach ihm kommt es auch im Bereich des Bodens der Neuralrinne zur Sonderung oberflächlich dermatogener und nach innen gelegener neurogener Zellen. Erstere werden mit zur Bildung der Hypodermis verwendet, letztere liefern den Mittelstrang. Und zwar liefert er im Bereich der Bauchmarkganglien die als vorderes und mittleres Medianlager bezeichnete Ansammlung von Ganglienzellen und beteiligt sich ausserdem noch an der Bildung der vorderen und hinteren Quercommissur. Der intraganglionale Abschnitt rückt ebenfalls in das Innere und verschmilzt immer mit der hinteren Partie des vorhergehenden Ganglions, in diesem das hintere Medianlager darstellend.

Hatschek (1877) hingegen war der Ansicht, dass die intraganglionalen Abschnitte des Mittelstranges mit in die Bildung der Hypodermis hineingezogen würde, Ayers (1884), dass sie sich zwar von der Hypodermis emanzipirten, indessen später rückgebildet würden.

Meine Untersuchungen bestätigen im Wesentlichen die Darstellung von Heymons (1895). Indessen habe ich mich nicht davon überzeugen können, dass auch der Boden der Neuralrinne sich in eine dermatogene und neurogene Schicht sondere. Nach meinen Befunden geht sein gesammtes Zellmaterial in der Bildung des Mittelstranges auf, während seine Ueberdachung durch das Zusammenschliessen der im Bereich der Primitivwülste erzeugten Hypodermis erfolgt.

Die vollständige Loslösung des Mittelstranges von der Hypodermis erfolgt erst gegen das Ende der Embryonalentwicklung. Seine intraganglionalen Abschnitte treten aus der Hypodermis zwar ziemlich gleichzeitig mit der Delamination der Seitenstränge heraus, seine intraganglionalen

aber verharren noch mit ihr im Zusammenhange, nachdem sich bereits die Nervenfassern in den Seitenstämmen geltend gemacht haben. Diese entwickeln sich in Stadien, wie solche Fig. XXXVI und XXXVII darstellen (Fig. 146, 147).

Die Weiterentwicklung der Seitenstränge erfolgt ganz in der zuletzt von Heymons (1895) geschilderten Weise.

2. Gehirn.

a) An Totalpraeparaten.

Nicht entfernt so genau wie die Entwicklung der Bauchganglienkette lässt sich die des Gehirns am *Chalicodoma*-Embryo äusserlich verfolgen. Wir überzeugen uns an demselben nur ganz deutlich von der Anlage je eines Ganglienwulstpaares im Vorkiefer-Antennen und Gehirnsegment. Diese Ganglienwülste schliessen zwar an die Ganglienwülste des primären Rumpfabschnittes an, liegen aber nicht in einer Flucht mit ihnen, sondern sind mehr nach auswärts gerückt und zwar die beiden vorderen weiter als die des Vorkiefersegmentes. Sie stellen ebenfalls leistenförmige Verdickungen des inneren Randes der genannten Segmenthälften dar und treten gleich nach der Bildung der Kopfsegmente auf (Fig. XXX). In der Folge überzeugen wir uns noch von einer Verschmelzung des Ganglienwulstpaares des Vorkiefersgmentes und der Ganglienwülste des Antennen- und Gehirnsegmentes miteinander, sowie von der Verbindung dieser mit dem vereinigten Vorkiefergangliенwulstpaar. Die Vereinigung hat eher stattgefunden als sich die Ganglienwülste noch deutlich von den Segmenten differenzirten. Alle weiteren Veränderungen dieser Anlagen, ferner die Entwicklung des optischen Ganglions und des Ganglion frontale müssen wir an Schnittserien studieren.

b) An Schnittserien

erfahren wir, dass sich die oben genannten 3 Paar Ganglienwülste, welche als Protocerebrum (Gehirnsegment), Deutocerebrum (Antennensegment) (Fig. 150) und Tritocerebrum (Vorkiefersegment) (Fig. 151) bezeichnet worden sind, wie schon angedeutet wurde, an die Anlage des Bauchmarks anschliessen und in derselben Weise, wie jene ihren Ursprung aus dem

Ectoderm nehmen. Abweichend davon entstehen, wie das allgemein bei den Insecten der Fall ist, auch bei *Chalicodoma* die optischen Ganglien.

Proto-, Deuto- und Tritocerebrum machen sich erst etwas später deutlich geltend als der vorderste Abschnitt der Bauchmarkanlage.

Das Protocerebrum ist dicht hinter der Oberlippe vor der Vorderdarmeinstülpung gelegen, das Deutocerebrum neben, das Tritocerebrum dicht hinter ihr.

Die Hälften der Gehirnanlagen sind sehr weit auseinander gelegen, und nur bei dem Tritocerebrum habe ich eine dem Mittelstrang der Bauchmarkanlage vergleichbare Partie constatiren können. Dieselbe ist hier ebenfalls eingesenkt, indessen auffallend flach und breit (Fig. 151).

Es kommt im Ectoderm im Bereich der Anschwellungen nun ganz wie bei der Bauchmarkanlage zur Sonderung einer dermatogenen und neurogenen Schicht. Die Neuroblasten entstehen und produciren in derselben Weise wie dort und haben auch dasselbe Aussehen (Fig. 150, 151).

Wiederum habe ich mich nicht davon überzeugen können, dass eine Sonderung in neurogene und dermatogene Zellen im Mittelstrang des Tritocerebrum eintritt.

Nachdem sich die Gehirnanlagen völlig vom Ectoderm gesondert haben, lagern sie sich allmählich in den dorsalen Theil des Kopfes, den Schlund dorsal und lateral begrenzend (Fig. 153). Sie liegen hinter der Mundöffnung.

Der Mittelstrang des Tritocerebrum liefert die Suboesophalgealcommissur. An der Bildung der Supraoesophalgealcommissur betheiligt sich ebenfalls, wie das an älteren Embryonen, in welchen die Commissur schon ziemlich fertig ist, noch deutlich sich verräth, eine mediane sich zwischen die Hälften des Protocerebrum einschiebende Zellpartie. Ich habe ihren Ursprung bei *Chalicodoma* nicht herausbringen können. Bei *Forficula* entwickelt sie sich nach Heymons (1895) vor der Oberlippe aus den tieferen Zellen des dort zwischen den Hälften des Protocerebrum mehrschichtig gewordenen Ectoderms.

Die Anlagen der optischen Ganglien sind etwas später als die der drei übrigen Gehirntheile nachzuweisen (Fig. 153, 154, 156).

Die Einstülpung, welche zur Bildung der interganglionalen Verdickung führt, schliesst sich erst kurz vor dem Ausschlüpfen der Embryonen.

Die interganglionale Verdickung ist am Gehirn der ältesten Embryonen auffällig durch ihre sich stärker tingirenden Kerne.

Auf eine ausführlichere Darstellung der Entwicklung des Gehirns durfte verzichtet werden, da sie nur eine Bestätigung der neueren Untersuchungen über diesen Gegenstand bringen würde.

3. Schlundnervensystem.

a) Geschichtliches.

Das Schlundnervensystem ist neuerdings von Heymons (1895) einer eingehenden Untersuchung bei den Orthopteren unterzogen worden. Derselbe unterscheidet ausser dem Ganglion frontale und dem von diesem ausgehenden Nervus recurrens, dessen Entwicklung bereits durch Heider (1889) bei *Hydrophilus*, Carrière (1890) bei *Chalicodoma*, Wheeler (1893) bei *Xiphidium* bekannt geworden war, ein unpaares Ganglion occipitale, welches eine Anschwellung des Nervus recurrens vorstellt, 2 mit jenem in enger Verbindung stehende Ganglia pharyngea und schliesslich noch ein Ganglion splanchnicum, welches unpaar oder paarig auftritt, je nachdem es sich mit dem Nervus recurrens oder mit 2 kleinen Nerven verbindet, die vom Ganglion occipitale ausgehen. Alle diese Bildungen entwickeln sich von der Schlundwand aus.

Ferner aber gehören nach Heymons zum Schlundnervensystem ein Paar Gebilde — er nennt sie „Ganglia allata“ —, „welche an der Ventralfläche an der Maxillenbasis durch Einwanderung oder Einstülpung von Ectodermzellen entstehen, später dorsalwärts rücken und sich dann dem Schlunde anlegen (Blattiden, Grylliden) resp. oberhalb des letzteren in der Mittellinie sich verbinden (*Forficula*).“

Die „Ganglia allata“ unterscheiden sich von allen übrigen dadurch, dass sich in ihnen keine Punktsubstanz entwickelt.

b) Beobachtungen bei Chalicodoma.

Von den zahlreichen von Heymons am Schlundnervensystem der Insecten unterschiedenen Theile sind bei *Chalicodoma* in reifen, zum Verlassen

des Eies bereiten Embryonen wahrzunehmen: ein stark entwickeltes Ganglion frontale, von dem der Nervus recurrens (Fig. 160, 161) als dicker Strang sich fortsetzt, ferner zwei sehr schwache gangliöse Anschwellungen, die mit dem hinteren Ende des Nervus recurrens in Verbindung stehen und dem Schlunde seitlich anliegen — ich erblicke in ihnen Homologa der Ganglia pharyngea und bezeichne sie auch so — und endlich Homologa der „Ganglia allata" in sehr starker Entwicklung. Letztere liegen ebenfalls seitlich, aber etwas entfernt vom Schlunde dicht unter dem Tentorium. Sie beginnen ein wenig vor den Ganglia pharyngea und stellen ein Paar dicke elliptische Anschwellungen vor, welche im Gegensatz zu den vorhergenannten Schlundnerventheilen auch bei *Chalicodoma* keine Punktsubstanz enthalten.

Uebrigens ist zu erwähnen, dass man eine sehr geringfügige hintere Anschwellung des Nervus recurrens als Homologon des Ganglion occipitale in Anspruch nehmen kann.

Alle diese Theile des Eingeweidennervensystems entstehen auch bei *Chalicodoma* mit Ausnahme der „Ganglia allata" von der Schlundwand aus und zwar werden sie angelegt durch eine mediane vordere Ausstülpung derselben, welche in Embryonen, wie einen Fig. XXVIII darstellt, auftritt (Fig. 165). Etwa in Entwicklungsstadien der Fig. XXVI—XXVIII hat sich die Einstülpung von der Schlundwand völlig emanzipirt und zu einem länglichen Gebilde umgeformt, das in der Medianebene dicht neben der Schlundwand in der Basis der Oberlippe liegt (Fig. 166 a). Alsbald treten in dem nach hinten gerichteten Ende desselben Fasern auf und man kann nunmehr (Stadium Fig. XL) deutlich Ganglion frontale und Nervus recurens unterscheiden (Fig. 167). Die Differenzirung der bei *Chalicodoma* so unbedeutenden Ganglia pharyngea und des Ganglion occipitale habe ich nicht verfolgt.

Auch die **„Ganglia allata"** entstehen bei *Chalicodoma* in der von Heymons an Orthopteren geschilderten Weise.

Diese Bildungen, welche in den ältesten Embryonen von *Chalicodoma* eine imponirende Grösse besitzen (Fig. 158—160) und sich dabei durch ihre Zusammensetzung, nämlich den gänzlichen Mangel an Nervenfasern (Punktsubstanz) von allen anderen Ganglien unterscheiden, habe ich bei *Chalicodoma* weiter in ihrer Entwicklung verfolgt und zu diesem Zwecke

jüngere und ältere Larven und schliesslich auch Puppen untersucht (vgl. Fig. 161, 162).

Meine Resultate sind: 1. Die „Ganglia allata" verändern ihre Lage in Zukunft nur sehr wenig, indem sie noch etwas weiter nach vorne rücken und im Puppenstadium der Commissur innig anliegen, die von den nach vorne ziehenden Tracheenstämme dicht hinter dem Gehirn gebildet wird, den Schlund überbrückend. 2. Sie stehen in gar keinem Zusammenhange mit den übrigen Theilen des Eingeweidenervensystems. Nach einer solchen Verbindung der „Ganglia allata" habe ich übrigens auch bei den Embryonen vergebens gesucht. 3. Die „Ganglia allata" nehmen an Umfang noch etwas zu, was aber nicht in einer Vermehrung, sondern in einer Vergrösserung ihrer Zellelemente seinen Grund hat. 4. Es werden keine Nervenfasern gebildet.

Die Gestalt der Zellen der „Ganglia allata" ist eine polyedrische; sie platten sich gegenseitig stark ab. Die Zellkerne sind unverhältnissmässig gross, enthalten ein bröckliches Chromatin und unterscheiden sich in ihrem Aussehen auffällig von denen der Ganglienzellen des übrigen Nervensystems. Die „Ganglia allata" sind bei den Larven sehr scharf conturirt und besitzen eine elliptische bis kugelige regelmässige Form (Fig. 161). Die letzten Charakter verlieren sich etwas innerhalb der Puppe (Fig. 162).

Leider besass ich kein Material, meine Untersuchungen über die Puppe hinaus auszudehnen; aber nach dem, was das bisherige Verhalten der „Ganglia allata" lehrte, kann ich nicht umhin, meinen Zweifel darüber auszudrücken, dass diese Gebilde überhaupt Ganglien repräsentiren und bin jedenfalls nicht in der Lage, sie bei *Chalicodoma* als Ganglien in Anspruch zu nehmen. Ich muss ihre Bedeutung bei der Mauerbiene durchaus fraglich lassen.

Capitel XI.

Coelom, definitive Leibeshöhle, Muskulatur, Fettkörper, Rückengefäss.

a) Rumpfmesoderm.

1. Coelom.

Wie bei den Insecten im allgemeinen geht auch bei *Chalicodoma* der Entwicklung der definitiven ungegliederten Leibeshöhle die Anlage eines gegliederten Coeloms voraus.

Wie bereits Carrière oben beschrieben hat, steht letztere in innigem Zusammenhange mit der Ueberwachsung der Mittelplatte durch die Seitenplatten (Gastrulation). Bei diesem Vorgange bleibt nämlich zwischen dem unteren Blatte der Seitenplatten und der Mittelplatte ein Spalt bestehen, dessen Verbindung mit der Aussenwelt man gelegentlich deutlich während der Gastrulation constatiren kann (Fig. 73, 125).

Heider (1889) hat diese Spalte bei *Hydrophilus* beobachtet und Primordialspalte genannt. Man darf sich nun nicht vorstellen, dass diese Spalte bei *Chalicodoma* im Bereich des gesammten Rumpfmesoderms, also vom Mittelkiefer- bis zum 10. Hinterleibssegment einen einheitlichen Hohlraum vorstelle, sie ist vielmehr von Anfang an segmental gegliedert. Dass die Gliederung der Primordialspalte mit der Segmentirung der Mittelplatte zusammenhängt, unterliegt im vorderen Abschnitt derselben keinem Zweifel. Hier ist nämlich die Mittelplatte auf den Segmentgrenzen in ihren mittleren Seitenpartien nur durch wenige sehr weitläufig gelagerte Zellen repräsentirt, so dass an diesen Orten nur medial und lateral in Keimstreifen, wo die Mittelplatte ein zusammenhängendes Zellblatt darstellt, Spalten zu Stande kommen können (Fig. 69). Aber auch im übrigen Theil der Mittelplatte, wo diese auch zwischen den Segmenten stets aus einem dicht gefügten Zellblatte, wenn nicht aus mehreren besteht, ist eine segmentale Gliederung der Spalten nur damit zu erklären, dass das untere Blatt der Seitenplatten nur mit den intersegmentalen Abschnitten der Mittelplatte verwächst, da die segmentalen Spalten keineswegs — in ihrer Anlage wenigstens — das Product eines neuen Spaltungsprocesses sind, der etwa darin bestände, dass

zwischen der in den mittleren Seitentheilen des Keimstreifens völlig miteinander verwachsenen Seiten- und Mittelplatte sehr schnell neue, von Anfang an segmental angeordnete Hohlräume entständen. Ausserdem wird die Spalte allgemein im vordersten Abschnitte des Rumpfmesoderms und grösstentheils auch im mittleren und hinteren mit ihrer Entstehung zugleich im mittleren Bereich des Keimstreifens verstopft, indem hier eine Verschiebung und Annäherung der Zellen des unteren Blattes der Seitenplatte und der Mittelplatte eintritt. Somit bekommen wir ein das Rumpfmesoderm in seiner ganzen Länge durchsetzendes ganz lateral in ihm gelegenes Spaltenpaar von dem innerhalb der Segmente taschenartige, nach der Medianebene hingerichtete Ausstülpungen ausgehen (Fig. 70, 71).

Die engen lateralen Spalten machen sich besonders dadurch bemerkbar, dass die sie begrenzenden Mesodermzellen anstatt der kugeligen oder unregelmässig polygonalen Gestalt eine prismatische annehmen, sich dicht aneinander reihen und somit das Aussehen eines losen Epithels gewinnen; damit wird ihre Wandung natürlich auch bedeutend dicker. Die lateralen Spalten haben zwischen den Segmenten einen rundlichen Querschnitt, Carrière hat sie wohl darum als Mesodermröhren bezeichnet. Die ihnen anhängenden Ausstülpungen nennen wir Mesodermsäcke. Die geschilderten Vorgänge finden ihren Abschluss noch kurz vor Beendigung der Gastrulation (Fig. 68, 69 u. 70, 71, vgl. auch Fig. XXVII u. XXVIII).

Das Bild der im Mesoderm nach Abschluss der Gastrulation enthaltenen Hohlräume ist mithin Folgendes. Lateral durchsetzen dasselbe 2 dickwandige von vorne bis hinten ziemlich gleich umfangreiche Röhren mit einem engen Lumen. Es sind die Mesodermröhren, welche von der Mitte des 2. Kiefersegmentes bis zum 10. Hinterleibssegment ausschliesslich reichen.

Sie besitzen in jedem Segmente je eine nach der Medianebene hingerichtete Aussackung; es sind die jedem Segmente in der Zweizahl zukommenden Mesodermsäcke (Fig. 126—130). Letztere sind weder mit den ihnen vorne oder hinten benachbarten Säcken verschmolzen, noch vereinigen sich die einander gegenüber liegenden. Es will zwar manchmal so scheinen, als ob die Mesodermsäcke eines Segmentes in der Mittellinie zusammenflössen, indessen wird man sich überzeugen müssen, dass in solchen Fällen ein medianer Mesodermspalt erhalten blieb, von diesem aber die Mesoderm-

säcke jederseits durch eine dünne aber doch deutliche Wand, die aus wenigen Zellen hergestellt ist, getrennt sind.

Es steht nun ausser Frage: Mesodermröhren und Mesodermsäcke stellen bei *Chalicodoma* das primäre Coelom dar.

Es ist mir längere Zeit so vorgekommen, als ob das Coelom nur in den Mesodermsäcken gegliedert sei und die Mesodermröhren weder jetzt noch später in einzelne den Mesodermsäcken entsprechende Abschnitte zerfielen, sondern vielmehr auch in der Folge die Mesodermsäcke einer Seite miteinander in offener Communication erhielten. Auch konnte ich in ihrer Wandung keine Gliederung wahrnehmen, wie man sie etwa durch segmentale Einschnürungen ausgedrückt erwarten sollte.

Eine äusserliche Gliederung der Mesodermröhren habe ich auch im Laufe meiner weiteren Untersuchungen nicht wahrgenommen, indess ist es mir zweifellos geworden, dass die Mesodermröhren innerlich segmentirt sind. Sie sind durch Querwände in Abschnitte abgetheilt, von denen je einer zu einem Mesodermsacke gehört. Die Querwände befinden sich stets in der Mitte zwischen zwei Mesodermsäcken. Freilich sind sie sehr leicht zu übersehen denn erstens bestehen die Querwände nur aus 2 oder 3 Zellen und zweitens sind sie sehr schnell verschwindende Erscheinungen. Man vermisst sie schon, wenn die Mesodermsäcke anfangen geräumiger zu werden. So glaube ich, dass sie auch Carrière entgangen sind, da ich keinen Hinweis auf sie weder in seinen Zeichnungen, noch seinen Notizen vorfinde.

In der Folge tritt, worauf Carrière oben schon hinwies, eine derartige Verschiebung aller Mesodermsäcke ein, dass sie theilweis unter die Zwischenräume der äusserlich hervortretenden Segmente des Ectoderms zu liegen kommen. Somit correspondirt die Segmentirung des Ectoderms nicht mehr mit derjenigen des Mesoderms, wie das anfangs der Fall gewesen war.

Betreffs der Mesodermröhren habe ich noch hinzuzufügen, dass dieselben auch medial sich in Folge ihres „Epithels" ausserordentlich scharf gegen das übrige Mesoderm absetzen und die Zellen ihrer Wandung dort keineswegs, wie das Graber (1890) im Gegensatz zu Heider (1889) bei *Stenobothrus, Melolontha* und selbst *Hydrophilus* nachgewiesen haben will, in das Mesoderm übergehen. Das tritt natürlich nur an den zwischen den Mesodermsäcken gelegenen Abschnitten des Mesoderms hervor (Fig. 69).

Das Mesodermrohr besitzt im Ganzen anfangs eine rings ziemlich gleichmässig dicke Wandung, manchmal beobachtete ich aber, dass die dorsale an der Ursprungsstelle der Mesodermsäcke etwas niedriger zu sein pflegt. Die Zellen, welche die Mesodermsäcke begrenzen, zeigen den epithelialen Charakter weniger, sondern gleichen mehr den übrigen Mesodermzellen.

Werfen wir schliesslich noch einen Blick auf den Zustand des gesammten Rumpfmesoderms am Ende der Anlage des Coeloms.

Zunächst erfahren wir, dass sich das Rumpfmesoderm bedeutend nach vorne ausgedehnt hat. Wir verfolgen es nämlich bis in den Kopfabschnitt hinein und sehen es jederseits direct neben der Vorderdarmeinstülpung in Gestalt von zwei zwischen Ecto- und Entoderm gelegenenen Zellsträngen endigen (Fig. 65). Es macht den Eindruck, als ob sich das Mesoderm, an der Wucherstelle des vorderen Entodermwulstes angelangt, in 2 Hälften getheilt habe, um ihr auszuweichen. Dabei umfasst sie dieselbe. Da die noch thätige Wucherstelle sich ziemlich weit nach hinten ausgedehnt (und ihr Umfang sich ehemals noch weiter nach hinten erstreckte) so finden wir das Mesoderm schon etwa in der Gegend des Vorkiefersegmentes getheilt. Von da ab verfolgen wir es aber als eine durchaus ungetheilte Masse bis zu seinem hinteren Ende.

Das dem Kopfabschnitt angehörende Mesoderm werden wir als Kopfmesoderm gesondert besprechen.

Die Mächtigkeit des Rumpfmesoderms ist in den verschiedenen Abschnitten des Keimstreifens eine ungleiche. Im allgemeinen lässt sich sagen, dieselbe nimmt von vorne nach hinten zu, d. h. es gewinnt an Zellschichten. Stets aber betrifft die Verdickung nur die mittleren Theile des Mesoderms, die durch die Mesodermröhren repräsentirten lateralen bleiben fast völlig gleich. Am meisten nehmen die der Medianebene zunächst liegenden an Mächtigkeit zu, so dass man wohl von einem stark verdickten Mittelstreifen des Mesoderms reden kann.

Im Bereich der Kiefersegmente besteht das Mesoderm nur aus zwei Blättern, dessen Zellen nahe der Medianebene vergrössert sind (Fig. 68). Schon in der Gegend des 1. Brustsegments macht sich der Mittelstreifen bemerklich, indem hier 3 Zellenschichten auftreten. Im 2. zählen wir dann schon 4 und im 3. schon 5 Zellschichten. Ausserdem sind die Zellen der-

selben theilweis im Bereich der Segmente noch besonders gross. Der Mittelstreifen nimmt nach den Seiten allmählich ab und geht in die Wandung der Mesodermsäcke über. Auch im Bereich dieser bleibt das Mesoderm von vorne bis hinten zweischichtig. In den vorderen Hinterleibssegmenten verstärkt sich der Mittelstreifen auf 6 Schichten (Fig. 70, 71). Er nimmt in den mittleren aber wieder ab, 4—5 Zellschichten zeigend und verdickt sich schliesslich an seinem Ende zu einem mächtigen vielschichtigen kugligen Wulst, dem seitlich flügelartig je ein Paar dünne Zellplatten, welche die Mesodermröhren enthalten, anhängen. Das hintere Ende dieses Wulstes ragt in den hinteren Entodermwulst hinein (Fig. 75).

Schliesslich ist zu bemerken, dass sich innerhalb des Mesoderms noch keine anderen Höhlen als die bisher beschriebenen vorfinden und von diesen meist nur die Mesodermröhren und -Säcke deutlich hervortreten. Es sind die unregelmässig polygonalen Mesodermzellen wohl lose, aber gleichmässig dicht gefügt.

Das Mesoderm liegt dem Dotter noch überall dicht an.

2. Definitive Leibeshöhle.

Die Entwicklung der definitiven Leibeshöhle vollzieht sich bei *Chalicodoma* nach dem bei den Insecten vorherrschenden Modus. Wir haben dem entsprechend das Auftreten neuer, ausserhalb des Mesoderms gelegener Hohlräume und Umwälzungen im Mesoderm zu schildern, welche schliesslich dazu führen, dass das primäre Coelom mit den neuen Hohlräumen verschmilzt und dieselben nachträglich eine zellige Auskleidung vom Mesoderm erhalten. Die ersten Veränderungen gehen in den Mesodermröhren vor, indem ihre Septen verschwinden. Sodann weiten sie sich bedeutend aus. Ferner werden auch die Mesodermsäcke geräumiger, einestheils dadurch, dass sie sich nach der Medianebene zu ausdehnen, anderentheils, dass sie sich ebenfalls ausweiten (Fig. 126—129). Ersterer Process führt sehr schnell zu einer vollständigen Vereinigung der gegenüberliegenden Mesodermsäcke. Es ist aber zweifelloss, dass dem Zustandekommen der Communication der gegenüberliegenden Mesodermsäcke die Anlage eines Hohlraumes inmitten des verdickten medianen Mesodermstreifens zu Hilfe kommt. Derselbe entsteht völlig unabhängig von den Mesodermsäcken und ist zuerst von jenen

jederseits durch eine Scheidewand von mehr oder weniger Zellen getrennt (Fig. 69). Seine Begrenzung ist äusserst unregelmässig.

Inzwischen haben sich auch die Zellen des Mesoderms verändert. Erstens wird ihr Verband noch viel lockerer als im Anfang, zweitens nehmen sie eine mehr kugelige Form an, scheinen ein wenig kleiner als anfangs zu sein und besitzen alle ziemlich dieselben Dimensionen.

Der Verband der Mesodermzellen lockert sich am ersten im Bereich des Mittelstreifens und der Segmente.

Während sich diese Vorgänge im Mesoderm abspielen, treten die Anlagen der definitiven Leibeshöhle auf. Es sind dies ein Paar Hohlräume, welche zwischen Mesoderm und Dotter erscheinen. Wir finden jederseits im Embryo einen. Derselbe wird ventral vom Mesoderm, dorsal vom Dotter begrenzt. Lateral reicht er bis zu den Mesodermröhren, so dass auch diese an seiner Begrenzung theilnehmen. Medial reicht er bis zur Dotterfirste; es ist dieses eine breite, etwas zugeschärfte Erhebung des Dotters, welche mit den Anlagen der definitiven Leibeshöhle zugleich erschienen ist und mit ihr im ursächlichen Zusammenhang steht. Die beiden in Frage stehenden Räume kommen nämlich hauptsächlich dadurch zu Stande, dass sich der Dotter seitwärts vom Mesoderm zurückzieht und die dort gelegenenen Dottermassen theils ganz nach der Seite (also lateral von den Mesodermröhren), theils nach der Medianebene zu verschoben werden. So wird die hier schon durch das Zurückweichen des Dotters zum Ausdruck gekommene Erhebung noch verstärkt (Fig. 134).

Die beiden neuen Räume sind durchaus ungegliedert und erstrecken sich bei einem normalen Embryo, der bereits die Anlage des Enddarms aufweist, und dessen vorderes Paar malpighischer Gefässe etwa bis zum Anfang des 9. Hinterleibssegmentes reicht, einschliesslich von diesem bis zum Mittelkiefersegment. Die zellige Auskleidung der Hohlräume ist naturgemäss eine verschiedene; ventral sind es Mesodermzellen, welche sich übrigens nicht von den Uebrigen des Mesoderms unterscheiden, dorsal Dotterzellen, die sich am Rande der Hohlräume abgeplattet haben. Ausser diesen gewahrt man aber an der dorsalen Wand der Höhlen auch ab und zu einige kuglige Mesodermzellen, die hier offenbar liegen geblieben sind, als sich der Dotter vom Mesoderm zurückzog.

Die Hohlräume machen sich zuerst in der Brustgegend bemerklich und pflanzen sich von hier nach hinten und vorne fort. Ihre Ausbildung nimmt wenig Zeit in Anspruch. Bei dem Embryo, wo ich ihren Anfang constatirte, war das Mesoderm kaum gelockert. Der Enddarm machte sich nur durch eine flache Vertiefung geltend, und die Malpighischen Gefässe hatten noch nicht begonnen nach vorne zu wachsen.

Die weiteren, während der Entwicklung jener Hohlräume im Mesoderm vorgegangenen Veränderungen bestanden darin, dass sich der durch Verschmelzung der Mesodermsäcke entstandene Hohlraum noch mehr erweiterte. Das Mesoderm wird durch ihn in eine ventrale und dorsale Schicht getheilt. Jene schmiegt sich dem Ectoderm an, diese begrenzt die Anlagen der definitiven Leibeshöhle und liegt der Dotterfirste dicht an. Beide Schichten sind in ihren seitlichen Partieen stark verdickt; in der Mitte aber, also über der Anlage des Bauchmarks und unter der Dotterfirste bestehen sie im Allgemeinen nur aus einer Schicht von Zellen, in welcher stellenweis kleine Zellhaufen Verdickungen erzeugen. Der im Mesoderm enthaltene Hohlraum erscheint auf Schnitten selten einheitlich, sondern in der Regel durch Zellstränge, welche ihn bald hier bald dort von oben nach unten durchsetzen, unregelmässig gekammert.

Die im Mesoderm enthaltenen Hohlräume besitzen natürlich, da sie aus einer Verschmelzung gegenüberliegender Mesodermsäcke hervorgegangen sind, segmentale Anordnung. Indes liegt die Vermuthung nahe, dass dem Beispiele der segmentalen Abschnitte der Mesodermröhren folgend, ebenfalls die hintereinander liegenden neuen Hohlräume miteinander verschmelzen möchten. Dass ist aber, soviel ich mich überzeugte, nicht der Fall, wenigstens nicht vollständig, denn das Mesoderm lockert sich wohl auch zwischen den Segmenten und weist einzelne grössere Lücken auf, spaltet sich aber niemals derart, wie im Bereich der Segmente. Die Mesodermröhren haben ihre Form verändert; sie besitzen nicht mehr wie im Anfang einen rundlichen oder elliptischen Querschnitt, sondern etwa den eines stumpfwinkligen Dreiecks. Im Bereich der Segmente communiciren sie durch eine sehr weite Spalte mit dem im Mesoderm enthaltenen Hohlraum, zwischen den Segmenten sind sie vollständig geschlossen (Fig. 130 b, 131, 132).

Es fällt uns jetzt eine starke Verschiedenheit im Bau ihrer Wandung

auf. Dieselbe besteht nämlich intersegmental nur noch lateral und ventral aus primatischen Zellen, ventral und medial indess aus kleinen kugelförmigen, so dass sich die Wandung jetzt besonders medial wenig scharf gegen das Mesoderm absetzt. Ausserdem ist die laterale Wand die bei weitem dickste, die dorsale nimmt allmählich von aussen nach innen an Dicke ab. Endlich zeigt die Röhre dort, wo die dorsale und laterale Wand im stumpfen Winkel aneinander stossen, eine rinnenförmige Ausstülpung, so dass hier ihre Wandung leistenartig in die Anlage der definitiven Leibeshöhle vorspringt. Im Bereich der Segmente fällt die mediale Wandung der Mesodermröhren fort, ihre laterale ist noch dicker als intersegmental und auch ihre dorsale ist wenigstens seitwärts aus prismatischen Zellen zusammengesetzt. Die Leiste springt noch stärker vor als intersegmental. Ausserdem tritt dieselbe noch auffälliger dadurch hervor, dass die dorsale Röhrenwand dicht an der Leiste sich nach unten eingeknickt hat.

Auch die Umwandlungen, welche die Mesodermröhrenwand betreffen, gehen allmählich von vorne nach hinten vor sich, zuletzt erscheint die dorsale Einknickung derselben. Alle, insbesondere aber die letztere, bereiten einen der wichtigsten Vorgänge in der Entstehungsgeschichte der Leibeshöhle vor, nämlich die Communication des Coeloms mit den Anlagen der definitiven Leibeshöhle.

Es entsteht nämlich in der Tiefe der rinnenartigen Einstülpung, welche, wie gesagt, durch die Entwicklung der dorsalen Mesodermröhrenwand erzeugt wird, ein Durchbruch zwischen Mesodermröhre und der Anlage der definitiven Leibeshöhle, indem hier die dorsale Wand reisst und der Riss sich weitet. Das wenige Zell-Material, welches von der dorsalen Röhrenwand bei diesem Vorgange mit der lateralen im Zusammenhange bleibt, verschmilzt sofort so innig mit dieser, dass es uns nicht weiter als ein besonderer Bestandtheil derselben auffällt. Durch diesen Verschmelzungsprocess geht auch die Rinne verloren, welche in dem leistenartigen Vorsprung der lateral-dorsalen Röhrenwand enthalten war (Fig. 137, 138).

Auch dieser Vorgang pflanzt sich von vorn nach hinten im Embryo fort. Er macht sich zunächst aber nur erst im Bereich der Segmente geltend. Intersegmental wird seine Erscheinung durch die nämlichen Umbildungen der Mesodermröhrenwand vorbereitet wie in den Segmenten.

Somit weisen Mesoderm, primäres Coelom und definitive Leibeshöhle nach Beendigung der geschilderten Processe im primären Rumpfabschnitt folgende Verhältnisse auf: Das Mesoderm, welches aus kleinen kugligen Zellen besteht, besitzt sehr geräumige aber vielfach von Mesodermzellsträngen durchsetzte segmentale Hohlräume, welche die beiden Mesodermröhren miteinander communiciren lassen und durch Verschmelzung der gegenüber liegenden Mesodermsäcke und unabhängig von diesen im Mesoderm aufgetretene lacunenartige Räume entstanden sind. Die Mesodermröhren sind nicht mehr gekammert; sie communiciren einerseits im Bereich der Segmente durch sehr weite Spalten mit den Mesodermhohlräumen, andererseits in ihrer ganzen Ausdehnung (ohne Unterbrechung) mit den beiden Anlagen der definitiven Leibeshöhle.

Da für die Auskleidung der definitiven Leibeshöhle die laterale Wand der Mesodermröhre von besonderer Bedeutung ist, so sei darauf hingewiesen, dass diese durch ihr hohes Epithel noch immer ausgezeichnete Wand den die definitiven Leibeshöhlenanlagen seitlich begrenzenden Erhebungen des Dotters dicht anliegt. Würde diese Wand sich in dorsal-medialer Richtung verschieben, so würde sie auch zur dorsalen Wand der (definitiven) Leibeshöhlenanlagen werden und diese allseitig vom Mesoderm begrenzt seien.

Die nunmehr folgenden Umwälzungen sind in der Hauptsache auf eine Umordnung der, wie es scheint, sehr beweglichen Mesodermzellmassen und eine noch stärkere Erhebung der Dotterfirste zurückzuführen. Dabei gehen die durch Verschmelzung der Mesodermsäcke und Mesodermlacunen geschaffenen grossen Hohlräume vollständig verloren. Es verschmelzen nämlich einestheils oberes und unteres Mesodermblatt miteinander, und es rücken ferner die früher sehr lose lagernden Mesodermzellen dicht zusammen. In die compact werdende Mesodermmasse schiebt sich die Dotterfirste wie ein Keil hinein, sie in einen rechten und linken Antheil halbirend (Fig. 137, 138).

Das Mesoderm bildet nunmehr jederseits der Anlage des Bauchmarks einen dicken vielschichtigen breiten Streifen, der lateral nach wie vor von den Mesodermröhren begrenzt wird. Da nun aber auch unter der Anlage des Bauchmarks und selbst unter der Primitivfurche, gegen welche die Dotterfirste am weitesten vorspringt, wenigstens eine Schicht von

Mesodermzellen sich erhalten hat, so ist die Verbindung zwischen den beiden Mesodermstreifen nicht vollständig aufgehoben. Freilich sehen wir auf manchen Querschnitten diese Schicht nur durch sehr wenige weitläufig gelegene Zellen repräsentirt.

Mit der stärkeren Erhebung der Dotterfirste sind die seitlichen Dotterwülste verschwunden, man darf wohl annehmen, dass sich die dort gelegenen Dottermassen nach der Mitte zu verschoben haben. Die Anlagen der definitiven Leibeshöhle haben sich erhalten, sind aber etwas enger geworden. Ihre Begrenzung ist dorsal der Dotter (an dem fast nirgends mehr auch nur einzelne Mesodermzellen liegen), lateral das hohe laterale Epithel der Mesodermröhren, ventral und medial das Mesoderm. Letzteres lagert nämlich auch seitlich den Dotterfirsten an. Die Begrenzung der Leibeshöhlenanlagen durch das Mesoderm ist eine sehr unregelmässige, da dasselbe nicht glatte, sondern höckerige Contouren besitzt und sich verschieden weit in dieselben hineindrängt, sie mitunter sogar ganz verstopft.

Bei einer mir vorliegenden vollständigen Querschnittserie durch einen Embryo, dessen Vorderende Fig. XXXI entspricht und bei dem die Spinndrüsenschläuche bis zum Anfang des 2. Brustsegmentes, die Anlagen der vorderen Malpighischen Gefässe bis in die Mitte des 10. Hinterleibssegmentes reichen, sind die geschilderten Verhältnisse folgende: Die Mesodermröhren erstrecken sich von der Mitte des Mittelkiefersegmentes bis zur Mitte des 10. Hinterleibssegmentes. Sie sind aber nur von der hinteren Grenze des Mittelkiefersegmentes an bis zur Mitte des 7. Hinterleibssegmentes geöffnet. Die Anlage der definitiven Leibeshöhle lässt sich vom Anfang der Mesodermröhren bis zum vorderen Rande des 8. Hinterleibssegmentes nachweisen. Indess ist ihre Ausbildung namentlich in Bezug auf ihre Geräumigkeit in den vorderen, mittleren und hinteren der in Frage kommenden primären Rumpfsegmente eine verschiedene. Ebenfalls ist das Rumpfmesoderm vorne, in der Mitte und hinten im Embryo ungleich mächtig entwickelt (Fig. 136—138, 140—143).

Von ihrem Anfang bis zum vorderen Rande des 2. Brustsegmentes stellen die Anlagen der definitiven Leibeshöhle sehr enge ziemlich röhrenförmige unregelmässig begrenzte Hohlräume dar, die bis zur Mitte des Hinterkiefersegmentes sehr dicht über dem Ectoderm liegen und von diesem

nur durch eine oder zwei Schichten von Mesodermzellen getrennt sind. Das Mesoderm ist nämlich in dieser Gegend sehr dünn und besteht in der Mitte (unter den Bauchmarkanlagen) aus einer, seitlich aus 1—3 Schichten. Ueberdies ist es auch namentlich seitlich sehr locker. In der Mitte des Hinterkiefers verdickt sich das Mesoderm aber sehr bedeutend und so werden von da an die definitiven Leibeshöhlenanlagen vom Ectoderm entfernt. Ihre Ausdehnung wird vom Hinterkiefer- bis zum 2. Brustsegment durch die Spinndrüseneinstülpungen beeinträchtigt. Vom vorderen Rande des 2. Brustsegmentes an erweitern sich die Anlagen der definitiven Leibeshöhlen bedeutend und stellen nunmehr breite Spalträume dar, die aber bereits im 2. Hinterleibssegment wieder enger werden. Das Mesoderm ist in diesem Abschnitt ziemlich gleich dick geblieben und behält dieselbe Mächtigkeit auch vom 3. bis 6. Hinterleibssegment, wo sich die Anlagen der Leibeshöhle wieder erweitern. Vom 6. Hinterleibssegment an werden die Anlagen endgültig allmählich enger. Das Mesoderm zeigt erst vom vorderen Rande des 8. Hinterleibssegmentes an ein anderes Bild. Dort erscheint nämlich jederseits medial von den Mesodermröhren, diesen ganz dicht anliegend ein sehr dicker rundlicher Wulst. Derselbe endet am hinteren Rande des 8. Hinterleibssegmentes. Vom Ende der Anlagen der definitiven Leibeshöhlen ab liegt das Mesoderm dem Dotter überall innig an. Es ist das Mesoderm wie auch sonst — abgesehen von den in Frage kommenden Kiefersegmenten — compact und enthält keinerlei Hohlräume, so dass in den hinteren Segmenten also zeitweilig weder ein Coelom noch die Anlage einer definitiven Leibeshöhle vorhanden ist. Vom vorderen Rande des 11. Hinterleibssegmentes an verdickt sich das Mesoderm seitlich bedeutend und gleichzeitig wird die Dotterfirste höher.

Die Erhebung des Dotters ist eine bald vorübergehende und schlägt in das Gegentheil um, denn schon in Embryonen, wie Fig. XXXV einen darstellt, hat sich der Dotter von der Anlage des Bauchmarks so stark zurückgezogen, dass hier ein sehr geräumiger Canal entstanden ist, in dem wir ebenfalls einen Hohlraum vor uns haben, der in die definitive Leibeshöhle übergeht. Anfänglich ist der mittlere Canal von den beiden seitlichen Canälen getrennt, da zwischen ihnen eine breite Mesodermpartie noch mit dem Dotter im Zusammenhang verblieben ist, später aber weicht auch von

ihr der Dotter zurück, so dass sich nun die 3 Canäle zu einem einzigen sehr geräumigen Hohlraum vereinigen, der sich im Bereich des gesammten Keimstreifens ausdehnt. Er entspricht dem Epineuralsinus von Heymons (1895).

3. Weitere Entwicklung der definitiven Leibeshöhle; Musculatur, Fettkörper.

Inzwischen sind noch andere wichtige Veränderungen im Mesoderm vor sich gegangen.

Die die Bauchmarkanlage bedeckende Mesodermschicht, welche am Anfang der Entwicklungsperiode, in die wir eingetreten sind, nur noch eine einzige Schicht von Zellen repräsentirt, hat sich aufgelöst. Ihre Zellen sind in den mittleren Canal hineingefallen. Sie entsprechen den von Heymons als Blutzellen in Anspruch genommenen Elementen (Fig. 146, 147).

Die laterale Wand der Mesodermröhren hat sich dem Dotter angelegt und ist jederseits schon ein wenig der Medianebene zugewachsen. Fast alle ihre Zellen sind in Theilung begriffen (Fig. 145). Sie verdickt sich in der Folge sehr bedeutend, aber ihre Zellen werden kleiner. Wir haben in ihr die Anlage des splanchnischen Blattes der definitiven Leibeshöhle vor uns.

Dort, wo die Anlage des splanchnischen Blattes mit dem ventralen Mesoderm, dem somatischen, das die Hauptmasse des gesammten Mesoderms bildet, zusammenstösst, entsteht der Strang der Cardioblasten (vgl. unten) (Fig. 134).

Das ventrale oder somatische Mesoderm differencirt sich frühzeitig in folgender Weise. Etwa in der Mitte zwischen Bauchmarkanlage und Cardioblastenstrang bemerken wir in einem nur wenig älteren Entwicklungsstadium als es Fig. XXXV darstellt, zunächst dicht unter der Hypodermis eine Schicht platter, dicht zusammengefügter Zellen. Aus ihnen geht die dorsoventale Musculatur hervor (Fig, 148, 149).

Auf diese folgt lateralwärts ein Zellhaufen, dessen kuglige Elemente in nur lockerem Verbande miteinander stehen und in ziemlich eifriger Vermehrung begriffen sind. Sie grenzen unmittelbar an den Strang der Cardioblasten. Diese Haufen repraesentiren die Anlagen des pericardialen Fettkörpergewebes (Fig. 146, 148, 169, 170).

Es folgt dorsalwärts eine Doppelschicht sehr dicht aneinander schliessender Zellen, welche in die Bildung der dorsalen Längsmusculatur aufgeht (Fig. 148, 149, 168, 169, 171).

Von der Hypodermis ist sie durch eine sehr dünne Schicht von Zellen getrennt, welche zu Fettkörper wird (f 1.).

An den Strang der Cardioblasten heftet sich medial noch eine Zellenlamelle an. Dieselbe ist abwechselnd sehr dünn (Fig. 146, 149) und etwas dicker, im letzteren Fall endet sie medial mit einer deutlichen Anschwellung (Fig. 148, 163). Die verdickten Abschnitte sind kürzer als die dünnen und in der Mitte der Segmente gelegen (Fig. 164).

In den dünnen Abschnitten legen sich die Zellen sehr dicht aneinander und platten sich sehr stark ab. Aus ihnen geht das Pericardial septum hervor. Wir finden es bereits in reifen Embryonen musculös geworden und mit der Hypodermis verknüpft, Herz sammt pericardialen Fettkörper von der übrigen Leibeshöhle abkammernd (Fig. 169, 170).

In den verdickten Abschnitten bleiben die Zellen kuglig und vergrössern sich in der Folge noch etwas. Sie gewinnen niemals einen Zusammenhang mit der Hypodermis. In ihrem Aussehen unterscheiden sie sich in ganz jungen Larven kaum von den Fettkörperzellen (Fig, 168, 171). Diese Abschnitte entsprechen dem Paracardialen Zellstrang, der jüngst bei *Forficula* von Heymons (1895) beschrieben wurde.

In der ganz medial gelegenen Mesodermmasse tritt eine Differencirung erst etwas später ein.

Sie liefert die ventralen Längsmuskeln (vlms) und die Hauptmasse des Fettkörpers (f 3. u. f 2.).

Die ventralen Längsmuskeln gehen aus dem die Baumarkanlage begrenzenden Mesoderm hervor. Letzteres grenzt sich aber erst spät gegen das übrige Mesoderm deutlich ab, indem es compacte spindelförmige (im Querschnitt rundliche) Körper bildet.

Die dorsoventrale Musculatur (dvms) steht im Zusammenhange mit den ventralen Längsmuskeln und entsteht aus Mesodermzellen, die der Hypodermis ursprünglich ganz dicht anliegen. Später schiebt sich zwischen dorsoventrale Musculatur und Hypodermis Fettkörper ein (Fig. 148, 149, 168). Die Reservirung einer dünnen Mesodermschicht zwischen dorsaler

Längsmusculatur und Hypodermis zur Bildung von Fettkörper (f 1.) kann man sehr frühzeitig beobachten (Fig. 148).

Zum Fettkörper wandeln sich die inneren Schichten des Mesoderms um und insbesondere geht er aus jenen Mesodermmassen hervor, von welchen wir früher sagten, dass sie die mittlere Anlage der definitiven Leibeshöhle von den seitlichen trennen (Fig. 145—149, 168, 169; f 2.).

Während sich die eben geschilderten Vorgänge im somatischen (d. h. ventralen) Mesoderm abspielen, hat sich das splanchnische Mesoderm von beiden Seiten medianwärts vorgeschoben und stösst schliesslich in der Medianebene zusammen. Dieser Vorgang ist in Embryonen, wie einen Fig. XXXVII darstellt, im Gange, bei solchen von Fig. XLI nahezu beendigt (Fig. 146—149, 164, 168, 169).

Von dem anfangs so dicken splanchnischen Mesoderm haben sich am Ende seiner Ausbreitung um den ventralen Umfang des Dotters nur zwei Schichten erhalten, nämlich eine äussere, welche in die Splanchnopleura übergeht und eine innere sehr dünne, welche die Darmmusculatur liefert. Ihre Elemente zeigen bereits, ehe noch die Umwachsung des Dotters ventral beendet ist, deutlich den Habitus von Muskelzellen.

Das splanchnische Mesoderm hat, während es den Dotter ventral umwächst, das Entoderm mitgenommen, so dass beide Blätter gleichzeitig die Medianebene erreichen.

Nunmehr setzt die Umwachsung des Dotters an seinem lateralen und dorsalen Umfang, welche bisher nur wenig vorgeschritten ist, mächtig ein.

Voran rücken die Stränge der Cardioblasten, welche das somatische und splanchnische Mesoderm nach sich ziehen.

Insbesondere sei hervorgehoben, dass das beiderseitige splanchnische Mesoderm erst nach der vollständigen Ausbildung des Rückengefässes in der Medianebene dorsal zusammenstösst. So lässt es den Rücken noch zwischen Darm und Rückengefäss frei, so lange letzteres jenes breite, niedrige Gefäss bildet, welches nur rechts und links von der Rinne der Cardioblasten begrenzt wird. Das ist im Stadium, welches Fig. XLII andeutet, der Fall (Fig. 163).

Der Zusammenschluss erfolgt erst, nachdem die Cardioblastenrinnen so nahe als möglich aneinander gerückt sind. Stadium von Fig. XLIII.

4. Rückengefäss.

Die Anlagen des Rückengefässes erscheinen erst deutlich in Embryonen, welche sich im Entwicklungsstadium, wie es Fig. XXXV darstellt, befinden. Bei solchen erblicken wir jederseits neben dem Mesoderm einen meist sehr schmalen Spalt, welcher zuerst im vorderen Abschnitt des Embryo auftritt und sich rasch nach hinten ausdehnt. Die Spalten werden medial vom Mesoderm und zwar von der lateralen Wand der bereits in ihrer ganzen Länge mit den Räumen der definitiven Leibeshöhle communicirenden Mesodermröhren begrenzt, ventral vom Ectoderm, dorsal vom Dotter beziehungsweise vom Ectoderm, welches im vorderen und hinteren Abschnitt der ins Auge zu fassenden Embryonen schon bis an das Mesoderm sich ausgebreitet hat. In ein wenig älteren Embryonen bildet das Entoderm überall die dorsale Wandung. Die Spalten sind medial am breitesten und werden nach dem Rücken zu sehr fein, sich hier zwischen Ectoderm und Entoderm verlierend. Eine eigene Auskleidung besitzen sie anfänglich nicht; indessen strebt die laterale Wand der Mesodermröhren sie theilweis gegen den Dotter abzugrenzen, indem sie sich ein wenig unter dem Dotter lateralwärts umkrümmt und ausserdem eine aus nur einer einzigen Reihe von Zellen bestehende Zellplatte aus sich heraus treten lässt, welche sich dem Dotter anlegt und dem Lumen der Spalten zugewandt ist. Die Zellen sind sehr dünn, aber ziemlich umfangreich.

Sehr bald nach dem Erscheinen der Spalten — etwa in dem Stadium, in welchem das Entoderm auch in der Mitte des Embryos bis ans Mesoderm hinunterreicht — differencirt sich in den lateralen Wänden der Mesodermröhren dort, wo diese in das ventral gelegene Mesoderm übergehen, jederseits der Strang der Cardioblasten. Derselbe entsteht als rinnenförmige Ausstülpung, die sich von vorn nach hinten anlegt und vorläufig mit den Mesodermröhren communicirt (Fig. 134). Ihre Zellen sind ein wenig grösser als die der übrigen lateralen Wand der Mesodermröhren. Auf dem Querschnitt zählt man 5—6 Zellen, welche die Cardioblastenrinne begrenzen. Indem in der Folge die die Rinne umgrenzenden Zellen nach dem Lumen der Rinne zu zusammenrücken, wird die Rinne geschlossen und ein solider Strang erzeugt, dessen Zellelemente sich immer dichter aneinander drängen. Der Strang löst sich dabei übrigens nicht völlig aus dem Mesoderm heraus.

Er bildet allein die mediale Begrenzung der inzwischen enger gewordenen Blutlacunen. Dieses Stadium ist etwa in Larven erreicht, von denen Fig. XLI ein Vorderende darstellt (Fig. 146—149).

Die weiteren Veränderungen beruhen darauf, dass sich der Strang der Cardioblasten wieder in eine Rinne umwandelt, deren Höhlung nunmehr aber jeder Blutlacune zugewandt ist. Die Ränder der Rinne suchen die Lacune mehr und mehr zu umfassen und alsbald bildet die Wandung der Lacunen eine dünne Plasmaschicht, die von den Cardioblasten ausgeht. Ausserdem aber schieben sich die Blutlacunen immer weiter zum Rücken hinauf. Ihnen folgen die Cardioblasten, welche das mit ihnen verknüpfte Mesoderm nach sich ziehen (Fig. 163). Schliesslich stossen die beiden Lacunen in der dorsalen Mittellinie zusammen, ihre medialen Wände werden resorbirt und es ist ein unpaares, sehr breites, flaches Gefäss zu Stande gekommen, das jederseits durch eine Cardioblastenrinne eingefasst wird. Alsbald wird das Gefäss bedeutend enger und es kommen die beiden Rinnen nahe aneinander zu liegen. Die Cardioblasten, welche inzwischen sehr dünn geworden sind, rücken weiter auseinander. Sie allein bilden nunmehr die Wandung des Rückengefässes (Fig. 168—171).

b) Kopfmesoderm.

Coelom, Aorta.

Die Mesodermröhren ragen nur bis in das Mittelkiefersegment hinein nach vorn. Von hier ab entwickelt sich das Mesoderm in anderer Weise als sonst im Körper fort.

Bei einem Embryo, in welchem die Mesodermröhren vorhanden sind, verfolgen wir das Mesoderm überhaupt bis in das Antennensegment nach vorn. Wir konstatiren, dass es die Antennen und sämmtliche Kieferanlagen einschliesslich der Vorkieferanlagen ausfüllt, gewissermaassen ihren Kern bildend. Seine Hauptentwicklung besitzt das Mesoderm in den Seiten der Kopfsegmente, wo es durch mehrere Zellschichten repräsentirt wird, in der Mitte fehlt es, oder bildet nur, wie im Antennen- und Vorkiefersegment, je eine schmale Brücke, die aus einer einzigen Schicht weitläufig liegender Zellen besteht (Fig. 135, 130a, 130b).

Vielleicht schon etwas früher als die Hohlräume erscheinen, welche

die Anlagen der definitiven Leibeshöhle vorstellen, macht sich in der Mitte des Keimstreifens im Kopfbezirk ein Spalt zwischen Ectoderm und Dotter (genauer zwischen den Anlagen der Bauchganglienkette und Dotter) bemerklich, in welchem nunmehr die dort gelegenen Mesodermzellen bunt zerstreut liegen. Dieser Raum findet später seine Fortsetzung in dem Epineuralsinus und auch die in ihm zerstreuten, d. h. flottirenden Mesodermzellen sind als Blutzellen anzusprechen. Er dehnt sich in der Folge noch sehr bedeutend aus, während das in ihm enthaltene Mesoderm kaum eine Vermehrung erfährt und in der Hauptsache auf die Extremitäten und deren Basis beschränkt bleibt. So kommt es denn im Kopfabschnitt von *Chalicodoma* auch nicht zu Coelombildungen. Eine Ausnahme bildet indess das Antennensegment.

Inmitten der in den Antennen und an deren Basis entwickelten Mesodermmasse entsteht nämlich sehr frühzeitig ein Spalt und dieser weitet sich allmählich zu einem recht umfangreichen Hohlraum aus. An älteren Embryonen ist derselbe von einer sehr dünnen Mesodermwand begrenzt und in der Hauptsache im Epineuralsinus des Kopfes gelagert; nur eine geringfügige Ausstülpung desselben setzt sich in die Antennen fort (Fig. 152). Noch später rücken die beiden Coelomsäckchen dorsalwärts, so dass ihre eine Wand an den Dotter grenzt (Fig. 156, 157).

Ihre ganze Entwicklung zeigt eine grosse Uebereinstimmung mit den gleichen Bildungen bei *Forficula*, die uns Heymons jüngst (1895) ausführlich schilderte. Auch von ihnen gilt, dass sie sich in der Längsrichtung bedeutend ausdehnen, dabei aber sehr schmal werden. Ferner verdickt sich ihre mediale Wandung, während ihre laterale äusserst dünn wird und schliesslich geht das Lumen der Säcke verloren, indem sich beide Wände aneinander legen (Fig. 159, 160). Endlich umschliessen diese beiden aus den Coelomsäckchen des Antennensegmentes hervorgegangenen Doppelmembranen einen Raum, welchen wir bei älteren Embryonen in das Rückengefäss nach hinten verfolgen können und geben somit einem vorderen Abschnitt desselben, der Aorta, den Ursprung, deren Entwicklung, wie das alles bereits Heymons (1895) darlegte, somit eine andere wie die des Rückengefässes ist.

Capitel XII.

Geschlechtsorgane.

Die Anlage der **Geschlechtsdrüsen** hat Carrière bereits geschildert. Ich kann die Richtigkeit seiner Darstellung bezeugen, da ich alle einschlägigen Präparate geprüft habe. Nur muss ich hervorheben, dass ich nirgends Anhaltspunkte für die von Carrière am Schluss seiner Darstellung geäusserte Vermuthung, dass sich auch die ventrale Wand der Mesodermsäcke an der Bildung der Geschlechtsdrüsen betheiligen möchte, gefunden habe, obwohl von mir noch neue, den Anfang ihrer Entwicklung demonstrirende Schnittserien hergestellt sind.

Auch in bedeutend älteren Larven, welche sich annähernd in einem Entwicklungsstadium befinden, wie es Fig. XXII vorführt, stellen die Geschlechtsdrüsen noch Verdickungen der dorsalen Wand der Mesodermsäcke des 3., 4. und 5. Hinterleibssegmentes dar, die sich gegen den Dotter vorwölben (Fig, 128, 134). In der Folge treten nun aber sehr schnell vor allem wesentliche Veränderungen in der Lagerung der Anlagen der Geschlechtsdrüsen ein. Dieselben gehen zum Theil mit der Entstehung der definitiven Leibeshöhle Hand in Hand.

Indem nämlich zwischen lateraler und dorsaler Wand der Mesodermsäcke ein Riss entsteht, verlieren auch die Anlagen der Geschlechtsdrüsen den Zusammenhang mit der lateralen Wand (Fig. 133). Indem nun aber ferner die laterale Wand am Dotter nach der Medianebene zu entlang wächst, werden die Anlagen der Geschlechtsdrüsen in die Mesodermsäcke hinein verlagert (Fig. 140, 145). Letztere communieren jetzt freilich schon mit dem Hohlraum, welcher die Anlage der definitiven Leibeshöhle ist.

Gleichzeitig mit dieser Verschiebung, die auch eine gewisse Emancipation der jungen Geschlechtsdrüsen von ihren Entwicklungsstätten zur Folge hat, fand ein Zusammenrücken der 3 Anlagen statt, indem die des 3. und 4. Hinterleibssegmentes in das 5. hineinwanderten. In diesem lagern sie sich in ihrer ursprünglichen Reihenfolge hintereinander (Fig. 124). In der Regel constatiren wir die 3 Geschlechtsdrüsenanlagen alsdann dicht an der vorderen Grenze des 5. Hinterleibssegmentes, selten an seiner hinteren. (In Fig. XLII liegt die linke Anlage normal vorne, die rechte wider die

Regel hinten; einen solchen Fall habe ich noch einmal beobachtet.) Dieses Stadium wird aber erst sehr spät erreicht und noch in Larven bei denen die Entwicklung so weit vorangeschritten ist, wie sich aus Fig. XLI entnehmen lässt, sind die Anlagen auf der Wanderung begriffen. Die vorderste pflegt alsdann an der hinteren Grenze des 4. Hinterleibssegmentes, die mittlere intersegmental (also zwischen 4. und 5.) gelagert zu sein, während die hinteren an ihrem Entstehungsorte verblieben ist.

Indem der Keimstreifen sich mehr und mehr nach der Rückenfläche hin ausdehnt und den Rücken schliesslich vollständig umfasst, werden die Geschlechtsdrüsen, welche den weiter wachsenden Rändern des Keimstreifens folgen, von der Bauch- an die Rückenfläche verlagert. Hier liegen sie in den ältesten Larven jederseits ziemlich nahe bei dem Herzen (Fig. 169).

Nachdem die einzelne Geschlechtsanlage ein Ellipsoid repräsentirt, das sich aus vielen kleinen Zellen zusammensetzt — es hat Carrière dieses bereits oben gesagt —, bemerken wir vor allen Dingen, dass sie eine Hülle bekommen hat (Fig. 147). Diese besteht aus einer Schicht sehr platter Zellen und ist aus Zellen hervorgegangen, welche der Geschlechtsdrüsenanlage lateral anliegen.

Während die Geschlechtsdrüsenanlagen, gleich nachdem sie aus der dorsalen Wand der Coelomsäcke herausgetreten sind, gar keinen Zusammenhang mehr mit ihrem Mutterboden zeigen, tritt in ein wenig älteren Stadien wieder eine Verbindung der Anlagen mit der Wand der Coelomsäcke dort auf, wo die ventrale und dorsale Wand derselben zusammenstossen. Diese Verbindung wird durch einige wenige Zellen hergestellt, welche, wie ich annehme, nachträglich aus der Coelomwand an der Stelle ihres Auftretens herausgerückt sind. Zweifellos aber ist es, dass diese Zellen die Geschlechtsanlagen umwachsen, ihre Hülle liefernd (Fig. 147).

Aus den Zellelementen der Coelomwand aber, mit welchen die nach den Geschlechtsanlagen führende Zellbrücke zusammenhängt, geht die Herzanlage hervor. Die Brücke bleibt auch zwischen dieser und den Geschlechtsanlagen in Zukunft bestehen und wird zu einem sehr dünnen, immer länger werdenden Zellschlauch, in welchen sich in den älteren Larven Elemente der Geschlechtsdrüse hineinschieben. Wir haben in den so umgewandelten

Brücken, von denen jede Geschlechtsdrüsenanlage eine besitzt, die Endfäden vor uns (Fig. 149).

Wie die Geschlechtsdrüsen sind auch die **Vasa deferentia** und **Oviducte** Produkte des Mesoderms. Erstere enden im 10., letztere im 7. Hinterleibssegment rechts und links an der Bauchseite. Dort, wo sie an die Hypodermis stossen, erfahren die ausführenden Gänge in beiden Geschlechtern glockenförmige Anschwellungen, welche sich ganz so wie die von Wheeler (1893) und Heymons (1895) beschriebenen Terminalampullen verhalten (Fig. XLV u. XLVI). Unter den Terminalampullen hat sich die Hypodermis in beiden Geschlechtern bei älteren Embryonen und ganz jungen Larven verdickt.

Im männlichen Geschlecht sind diese hier besonders stark ausgebildeten Verdickungen der Hypodermis mit einander durch eine Platte verbunden, die ebenfalls aus verdickter Hypodermis besteht.

In den Hypodermisverdickungen erblickte ich die Anlagen der ectodermalen Abschnitte der Geschlechtsausführgänge.

Capitel XIII.

Embryonalhülle.

Ueber die Bildung der Embryonalhülle hat Carrière früher (1890) schon Folgendes gesagt:

„Wie bei anderen Hymenopteren wird auch bei *Chalicodoma* nur eine Eihülle gebildet, und zwar geht diese ganz und gar aus dem nicht für den Embryo verbrauchten Blastodermrest hervor."

Und ferner:

„Die Embryonalhülle hat nur kurze Dauer, schon bald, wenn der Kopf ganz abgehoben ist und die Hinterkiefer einander genähert sind, reisst sie zuerst auf der Ventralseite, dann auch an anderen Stellen ein; die Ränder der Bruchstücke verdicken sich und diese selbst ziehen sich zusammen, wobei die vorher äusserst dünnen und breiten Zellen zunächst wieder kugelig werden und schliesslich dicke, schmale, gewundene Bänder

aus unregelmässig prismatischen Zellen bilden, welche ohne bestimmten Platz bald auf der Rücken- oder der Bauchseite, rechts oder links bez. an mehreren Stellen zugleich liegen können. Je älter der Embryo wird, desto weniger Spuren dieser Hüllenreste sind aufzufinden und vor dem Ausschlüpfen ist fast nichts mehr von ihnen wahrzunehmen — sie scheinen der Auflösung anheimzufallen, ohne vom Embryo aufgenommen zu werden.

Erwähnen will ich noch, dass auch bei *Polistes gallica* — wenigstens an älteren Embryonen — nur eine Embryonalhülle vorhanden ist und in ähnlicher Weise vor dem Ausschlüpfen verschwindet."

Litteratur.

1884. Ayers, H., On the development of *Oecanthus niveus* and its parasite *Teleas*. Mem. Boston Soc. N. H. V. 3.

1880. Balfour, F., Handbuch der vergleichenden Embryologie. Uebersetzung v. Vetter. Jena.

1895. Bergh, R. S., Vorlesungen über Embryologie. Wiesbaden.

1887. Blochmann, F., Ueber die Richtungskörper bei Insecteneiern. Morph. Jahrb. Bd. 12.

1878. Bobretzky, N., Ueber die Bildung des Blastoderms und der Keimblätter bei Insecten. Zeit. Wiss. Zool. Bd. 31.

1869. Brandt, A., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Libelluliden und Hemipteren. Mém. Ac. St. Pétersbourg (7) T. 13.

1870. Bütschli, O., Zur Entwicklungsgeschichte der Biene. Zeit. Wiss. Zool. Bd. 20.

1888. —, Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte von *Musca*. Morph. Jahrb. Bd. 14.

1890. Carrière, J., Die Entwicklung der Mauerbiene (*Chalicodoma muraria*, Fabr.) im Ei. Arch. Micr. Anat. Bd. 35.

1891. —, Die Drüsen am ersten Hinterleibsringe der Insectenembryonen. Biol. Centralbl. Bd. 11.

1888. Cholodkowsky, N., Ueber die Bildung des Entoderms bei *Blatta germanica*. Zool. Ant. Bd. 11.

1891. —, Die Embryonalentwicklung von *Phyllodromia* (*Blatta*) *germanica*. Mém. Ac. St. Pétersbourg Bd. 38.

1866. Dohrn, A., Zur Embryologie der Arthropoden. Centralbl. Med. Wiss. Berlin.

1876. —, Notizen zur Kenntnis der Insectenentwicklung. Zeit. Wiss. Zool. Bd. 26. 1876.

1874. Ganin, M., Ueber das Darmdrüsenblatt der Arthropoden. Warschauer Universitätsberichte.

1878. Graber, V., Vorläufige Ergebnisse einer grösseren Arbeit über vergleichende Embryologie der Insecten. Arch. Micr. Anat. Bd. 15.

1888. —, Vergleichende Studien über die Keimhüllen und die Rückenbildung der Insecten. Denkschr. Akad. Wiss. Wien Bd. 55.

1888a. —, Ueber die primäre Segmentirung des Keimstreifs der Insecten. Morph. Jahrb. Bd. 14.

1889. —, Vergleichende Studien über die Embryologie der Insecten und insbesondere der Musciden. Denkschr. Akad. Wiss. Wien Bd. 56.

1890. —, Vergleichende Studien vom Keimstreif der Insecten. w. v. Bd. 57.

1891. —, Ueber die embryonale Anlage des Blut- und Fettgewebes der Insecten. Biol. Centralbl. Bd. 11.

1891a. Graber, V., Zur Embryologie der Insecten. Zool. Anz. Bd. 14.
1884. Grassi, B., Intorno allo sviluppo delle api nell' uovo. Atti Acad. Gioenia. Sc. Nat. Catania. V. 18.
1877. Hatschek, B., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Zeit. Naturw. Jena. Bd. 11.
1885. Heider, K., Ueber die Anlage der Keimblätter von *Hydrophilus piceus* L. Abh. Akad. Wiss. Berlin.
1889. —, Die Embryonalentwicklung von *Hydrophilus piceus* L. Jena.
1888. Henking, H., Ueber die Bildung von Richtungskörpern in den Eiern der Insecten und deren Schicksal. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen.
1881. Hertwig, O. u. R., Die Coelomtheorie. Jena.
1894. Heymons, R., Ueber die Bildung der Keimblätter bei den Insecten. Sitzb. Acad. Wiss. Berlin.
1895. —, Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena.
1885. Korotneff, A., Die Embryologie der *Gryllotalpa* Zeit. Wiss. Zool. Bd. 41.
1891. Korschelt, E., und Heider, K., Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Specieller Theil. Heft 2. Jena.
1871. Kowalewsky, A., Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. St. Pétersbourg. Bd. 16.
1886. —, Zur embryonalen Entwicklung des Musciden. Biol. Centralbl. Bd. 6.
1876. Mayer, P., Ueber Ontogenie und Phylogenie der Insecten. Zeit. Naturw. Jena. Bd. 10.
1866. Metschnikoff, E., Untersuchungen über die Embryologie der Hemipteren. Zeit. Wiss. Zool. Bd. 16.
1866a. —, Embryologische Studien an Insecten w. v.
1888. Nusbaum, J., Die Entwicklung der Keimblätter bei *Meloë proscarabaeus*. Biol. Centralbl. Bd. 8.
1891. —, Morphologische Studien. 1. Teil. Zur Embryologie des *Meloë proscarabaeus*, Marscham.
1884. Patten, W., The development of Phryganids with a preliminary note on the development of *Blatta germanica*. Quart. Journ. Micr. Sc. V. 24.
1888. —, Studies on the eyes of Arthropods. II. Eyes of *Acilius*. Journ. Morph. Boston. V. 2.
1890. Ritter, R., Die Entwicklung der Geschlechtsorgane und des Darmes bei *Chironomus*. Zeit. Wiss. Zool. Bd. 50.
1886. Stuhlmann, F., Die Reifung des Arthropodeneies nach Beobachtungen an Insecten, Spinnen, Myriapoden und *Peripatus*. Ber. Naturf. Ges. Freiburg. Bd. 1.
1879. Tichomiroff, A., Ueber die Entwicklungsgeschichte des Seidenwurms. Zool. Anz. Bd. 2.
1882. —, Zur Entwicklungsgeschichte des Seidenspinners (*Bombyx mori*) im Ei. Arb. Labor. Zool. Mus. Moscau. Bd. 1.
1890. —, Ueber die Entwicklung von *Calandra granaria*. Biol. Centralbl. Bd. 10.
1892. —, Aus der Entwicklungsgeschichte der Insecten. Festschrift zum 70. Geburtstage Rudolf Leuckarts. Leipzig.
1892. Tikhomirowa, O., Sur l'histoire du dévelopment de *Chrysopoda perla* (L'Origine du Mésoderme des cellules vitellines) Congrès. Internat. Zool. 2. Sess. 1. Part.
1891. Viallanes, H., Sur quelques points de l'histoire du développement embryonaire de la Mante religieuse. Ann. Sc. Nat. (7). T. 11.

1889. Voeltzkow, A., Entwicklung im Ei von *Musca vomitoria*. Arb. Zool. Inst. Würzburg. Bd. 9.
1889a. —, *Melolontha vulgaris*, ein Beitrag zur Entwicklung im Ei bei Insecten. w. v.
1882. Weismann, A., Beiträge zur Kenntnis der ersten Entwicklungsvorgänge im Insectenei. Beiträge zur Anatomie und Embryologie etc. (Festschrift f. J. Henle). Bonn.
1889, Wheeler, W. M., The Embryology of *Blatta germanica* and *Doryphora decemlineata*. Jour. Morph. Boston. V. 3.
1891. —, Neuroblasts in the Arthropod Embryo. w. v. Bd. 4.
1893. —, A Contribution to Insect Embryology. w. v. Bd. 8.
1883. Will, L., Zur Bildung des Eies und des Blastoderms bei den viviparen Aphiden. Arb. Zool. Inst. Würzburg. Bd. 6.
1888. —, Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. Zool. Jahrb. Anat. u. Ont. Abth. Bd. 3.
1884. —, Witlaczil, E., Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Zeit. Wiss. Zool. Bd. 40.

Erklärung der Tafeln.

Bedeutung der für alle Figuren gültigen Bezeichnungen.

a Antenne
acoel Coelom des Antennensegmentes
ao Aorta
ao I Fortsetzung der Aorta nach vorn
as Antennensegment
asp Ausmündung der Spinndrüse

b Blastoderm
bb I—III 1.—3. Brustbein
bgl Bauchmarkganglion
bglc Bauchmarkcommissur
bs I—III 1.—3. Brustsegment
bst I—II 1. u. 2. Bruststigma
blz Blutzellen

c Herz
cbl Cardioblasten
com Commissur

d Dotter
ddzk zerfallene Kerne von Dotterzellen
dlms dorsale Längsmuskulatur
dvms dorsoventrale Muskulatur
dz Dotterzellen

e Enddarm (After)
ec Ectoderm
eh Embryonalhülle
endf Endfaden
ew Ringwulst der Enddarmanlage
exghs Extremitätenanlage des Gehirnsegmentes
exvk Extremitätenanlage des Vorkiefersegmentes

f Fettkörper
fa Mesodermfalte
fu Mesodermfurche
flm Flexor mandibulae

g I—3 1.—3. Genitaldrüse
gd Ausführgänge der Genitaldrüsen
gh Hülle der Geschlechtsdrüsen
ghs Gehirnsegment
gfr Ganglion frontale
glop Ganglion opticum
gr Grenze zwischen Entoderm und Mesoderm

hk Hinterkiefer
h. ent. k. hinterer Entodermkeim
h. ent. k. l. Leiste des hinteren Entodermkeimes
hs I—II (12) 1.—11. (12.) Hinterleibsegment
hst I—8 1.—8. Hinterleibstigma
h. tent. hintere Tentoriumanlage
hyp Hypodermis

imb Imaginalscheiben der Beine
imf Imaginalscheiben der Flügel

kgl I—3 1.—3. Kopfganglion

kms Kopfmesoderm
ks 1—3 1.—3. Kiefersegment

lh definitive Leibeshöhle

md Mitteldarm
mdep Mitteldarmepithel (Entoderm)
mg 1 vorderes Malpighisches Gefäss
mg 2 hinteres Malpighisches Gefäss
mgw 1 vorderer Malpighischer Wulst
mgw 2 hinterer Malpighischer Wulst
mk Mittelkiefer
mp Mittelplatte
msk Muskulatur
ms Mesoderm
msr Mesodermröhre
mss Mesodermsack
mst Mittelstrang

nbl Neuroblasten
nrc Nervus recurrens

ol Oberlippe
olw paarige Anlage der Oberlippe
oslgl Oberschlundganglion
ovd Oviduct

parst paracardialer Zellstrang
pcs Pericardialseptum
pf pericardialer Fettkörper
prs Primordialspalte

rgl 1—17 1.—17. Rumpfganglion
rms Rumpfmesoderm

sp Spinndrüse
spl splanchnisches Mesoderm
splt Seitenplatte

t. amp. ♂ Terminalampulle des 10. Hinterleibssegmentes
t. amp. ♀ Terminalampulle des 7. Hinterleibssegmentes
tent Tentorium
tr Tracheenstamm

uslgl Unterschlundganglion

v Vorderdarm (Mund)
vd vas deferens
vdk Vorderkiefer
v. ent. k. vorderer Entodermkeim
v. ent. k. l. Leiste des vorderen Entodermkeimes
vf Vorderdarmfalte
vks Vorkiefersegment
vlms ventrale Längsmuskulatur
v. tent. vordere Tentoriumanlage
vw Schlundwall
vwd vordere Wand des Vorderdarms

w Wucherstelle des Entoderms

x Homologa der „Ganglia allata“ von Heymons.

Vorbemerkung zu den Figuren.[1])

Von allen Embryonen, soweit sie nicht mit schon gezeichneten genau übereinstimmten, habe ich mit dem Zeichenprisma und Seibert $^1/_1$ Skizzen angefertigt, die, einfach in der Ausführung, doch alle aussen sichtbaren Einzelheiten wiedergeben. An Stelle der nicht gezeichneten wurden Blätter mit kurzen Angaben über dieselben eingelegt. Diese Sammlung, dem Alter nach geordnet, gewährte eine vollständige Uebersicht über die Entwicklung des Thieres und war maassgebend für die Auswahl und weitere Verwendung der Embryonen, sei es für die Aufbewahrung in Balsam oder für die Anfertigung von Schnittreihen. Bei Anfertigung der Skizzen, während der vielfach die Embryonen noch in Alkohol lagen, ging

[1]) Von Carrière. Auch die Tafelerklärung stammt bis Tafel IX in der Hauptsache von Carrière.

eine ziemliche Anzahl durch unvorsichtige Berührung zu Grunde; denn da die Embryonalanlage auf der convexen Seite des Eies stattfindet und die concave Rückenseite nur am Vorder- und Hinterende aufliegt, hatten die Eier das Bestreben, sich auf die Bauchseite zu legen, dem durch vorsichtiges Einklemmen zwischen zwei kleine Glasstückchen entgegengewirkt werden musste. Ein kleines Zucken mit der Hand und der zarte Gegenstand war zerquetscht. Andere verunglückten bei den verschiedenen Eingriffen zum Zweck weiterer Behandlung, auch noch nachdem sie in Lack eingeschlossen waren, und nicht jede Schnittreihe erwies sich als brauchbar. Aus dem immerhin reichen Stoffe, der nach diesen Abgängen noch verblieb, wurden die Abbildungen nach verschiedenen Rücksichten ausgewählt; ich liess mich dabei besonders von dem Wunsche leiten, auf einem Bilde mehrere gleichzeitig gut hervortretende Erscheinungen zeigen zu können.

Was die Abbildungen der ganzen Embryonen betrifft, so standen mir fast für jedes Bild eine Anzahl ziemlich gleicher Präparate zur Verfügung; die Bilder wurden von den Herren Kretz und Scharfenberger nach theils in Alkohol, theils in Lack liegenden, gefärbten Embryonen bei auffallendem und durchfallendem Lichte mit Zeiss und Seibert ausgeführt, die Einzelheiten unter Benutzung von Seibert $^1/_3$ eingetragen. Die mit Seibert angefertigten Bilder sind etwas grösser als diejenigen, bei denen Zeiss benutzt wurde. Chorion, Dotterhaut und Embryonalhülle wurden nur in einzelnen Fällen wiedergegeben. — Für das Bestreben beider Künstler, dem Gegenstande gerecht zu werden, liefern die Abbildungen, welche Schönheit und Naturtreue vortrefflich vereinigen, den besten Beweis.

Die Zeichnungen der Schnitte sind eine Auswahl aus einer viel grösseren Anzahl von Entwürfen, die ich mit Seibert $^1/_1$, $^1/_3$ und $^1/_5$ und dem Prisma genau angefertigt hatte; bei der Ausführung wurden immer entsprechend stärkere Objective mit benutzt. Alle Bilder, bei denen nichts anderes angegeben ist, beziehen sich auf *Chalicodoma muraria*.[1])

Abbildungen ganzer Embryonen.

Tafel 1 (Tab. XIII).

Fig. I. $^1/_1$. Seitenansicht eines ganzen gefärbten Eies, welches etwas älter als das Fig. 4 zu Grunde liegende ist. Das Vorderende und ein Theil der Bauchseite des sackartigen „Syncytiums“ hat die Oberfläche des Eies schon erreicht, das zugespitzte Hinterende steckt noch tief im Dotter.

Fig. II. $^1/_5$. Ein Theil eines ganzen, gefärbten Eies, etwas älter als Fig. I, bei stärkerer Vergrösserung von aussen gesehen; es entspricht das Flächenbild ungefähr den Querschnitten Fig. 7a u. b. Die Theilzellen sind noch nicht ganz zur Oberfläche getreten, aber der Deutlichkeit halber wurden die noch über den Zellen gelegenen Plasmawände und die äusserste Schicht des Eies, ebenso wie die Kerne, nicht eingezeichnet.

---

[1]) Fig. I—XLIV u. Fig. 1—125 stammen von Carrière, Fig. XLV u. XLVI u. Fig. 126—172 sind vom Herausgeber hinzugefügt und unter Benutzung der Camera mit Winkel gezeichnet worden. — Die Figuren von Totalpräparaten sind mit römischen, die von Schnittserien mit arabischen Zahlen nummerirt.

Fig. III. $^1/_3$. Blastoderm von *Chalicodoma*; ein Theil der Bauchseite von aussen gesehen; vergl. den Schnitt 11b.

Fig. IV. Bildung der Mittelplatte (des Mesodermkeimes); die Furchen, welche die Mittelplatte seitlich begrenzen, haben sich schon ziemlich weit nach hinten verlängert, der äussere Rand jeder Furche hat sich zur Falte erhoben.

Fig. V. Die Furchen verlängern sich nach dem Hinterende zu und weichen dabei auseinander, vom Vorderende her beginnt die Versenkung der Mittelplatte; diese ist in dickere und dünnere Querstreifen getheilt. Vor der Mittelplatte, ausserhalb der Mesodermfalten ist als ovale Verdickung des Blastoderms der sehr frühzeitig aufgetretene vordere Entodermkeim sichtbar. Der Embryo ist, wie nicht selten zu dieser Zeit, unregelmässig gestaltet, zeigt aber deutlich schon die Flaschenform.

Fig. VI. Sehr regelmässig gebauter Embryo. Die Furchen haben ihre volle Länge erreicht, vom Vorderende her beginnt die Einfaltung der Mittelplatte, diese ist deutlich segmentirt, die segmentalen Verdickungen treten auch seitlich, soweit die Mittelplatte vom Ectoderm der Seitenplatten bedeckt ist, gut hervor. Sowohl der vordere als auch der hintere Entodermkeim sind aufgetreten.

Fig. VII. Typisches Bild für den Anfang des flaschenförmigen Stadiums. Das Vordringen der Seitenplatten über die Mittelplatte verzögert sich am Hinterende bedeutend, etwas auch am Vorderrande der Mittelplatte. Die Segmentirung des Ectoderms ist seitlich etwas über die Mittelplatte hinaus zu verfolgen, doch sind daneben in den Seitenplatten auch unregelmässige Runzeln, die später verstreichen.

Fig. VIIIa u. b. (Seibert $^1/_3$.) a) Vorder-, b) Hinterende eines Embryo ähnlicher Ausbildung w. v.; die Falte der vorderen Anlage der Embryonalhülle ist stärker entwickelt als bei dem folgenden; die bestimmte Endigung der Furchen ist sowohl am vorderen als am hinteren Ende der Mittelplatte sehr deutlich zu sehen.

Fig. IX. Typisches Bild älterer Embryonen des flaschenförmigen Stadiums. Die Seitenplatten haben sich über dem vorderen Theil der Mittelplatte einander fast bis zur Berührung genähert, nur ihr Anfang klafft noch weit auseinander. An ihrem äussersten Hinterende ist die Mittelplatte noch von den Furchen begrenzt, die Falten haben sich hier noch nicht erhoben. Die Keimfläche der vorderen Entodermanlage ragt über die Oberfläche des Eies hervor. Zu beiden Seiten des Wucherfeldes hat sich das Blastoderm in prismatisches Ectoderm umgewandelt, das nach den Seiten hin in das Ectoderm der Seitenplatten übergeht, während seine Grenze gegen die noch thätige Keimstelle beiderseits scharf als geschwungene Linie hervortritt. Vor dem vorderen Entodermkeim erhebt sich das Blastoderm zu einer kleinen Falte als der vorderen Anlage der Embryonalhülle. Der hintere Entodermkeim ist erst schwach entwickelt und von der Mittelplatte durch ein unverändertes Blastodermfeld getrennt. — Der Embryo wurde später in sagittale Längsschnitte zerlegt, von denen einige in Fig. 32—35 abgebildet sind.

Fig. X. Ein älterer Embryo des flaschenförmigen Stadiums. Die Mittelplatte ist am Hinterende noch in ihrer ganzen Ausdehnung frei, doch haben sich auch hier die Falten erhoben; sie ist in ihrer ganzen Ausdehnung regelmässig segmentirt. Der vordere Rand des hinteren Entodermkeims, der sich unter die Mittelplatte schiebt, tritt sehr scharf hervor. In der Brust- und Kiefergegend sind die Falten von beiden Seiten bis zur Medianebene vorgerückt aber noch nicht vereinigt, dicht hinter dem vorderen

Entodermkeim klaffen sie noch auseinander. In dem Kieferabschnitte tritt die Segmentirung nur wenig hervor, in der Gegend des späteren 1. Kiefersegmentes scheint unter dem Ectoderm beiderseits ganz deutlich ein eigenthümliches Gebilde, einer gekrümmten Röhre gleich, zu liegen — der einzige Fall einer derartigen Beobachtung. Der vorderste Abschnitt des Embryo ist gleichmässig mit Ectoderm bedeckt, der vordere Entodermkeim bewirkt keine Hervorragung mehr, über ihm, ganz nahe dem vorderen Rande des Keimfeldes, beginnt anscheinend die Bildung der Vorderdarmanlage. Die Falten am Vorderende gehören der Embryonalhülle an, die sich hier schon erhoben hat und auch längs des Seitenrandes des Ectoderms vom Embryo loslöst.

Fig. XI. (a Vorder-, b Hinterende; schliessen genau aneinander.) Embryo, dessen Ectoderm-Seitenplatten mit Ausnahme einer schmalen Stelle des Hinterendes vereinigt sind; am Vorderende hat sich die Falte der Embryonalhülle erhoben. Vor der noch thätigen Wucherstelle des vorderen Entodermkeims hat sich eine schmale und tiefe Einsenkung und um diese ein nach hinten geöffneter Ectodermwulst gebildet, die Anlage des Vorderdarms. Zu beiden Seiten derselben ist je eine kurze und spitze, nach aussen gerichtete Verdickung des Ectoderms sichtbar. Der Embryo ist durchgehends, aber nicht sehr deutlich segmentirt, das 3. Brustsegment aber gegen das 1. Hinterleibssegment scharf abgesetzt. Die noch offene Stelle des Hinterendes nähert sich der Form einer Raute, indem über dem hinteren Entodermkeim die Ectodermränder einander näher stehen als über der Mittelplatte.

Fig. XII. Hinterende eines Embryo etwas älter als XI; eine Skizze des ganzen, in Sagittalschnitte zerlegten Embryo (Fig. 53—57) nach S. $^1/_1$ zeigt Fig. XIII. Durch die raschere Ectodermbildung über dem hinteren Entodermkeim nimmt die noch offene Stelle im Hinterende des Embryo Rautenform an; Segmentirung überall deutlich, der hintere Entodermkeim scharf begrenzt.

Fig. XIII. S. $^1/_1$. Vollständige Skizze des Embryo von Fig. XII. Er ist regelmässig segmentirt, im 1. Kiefersegment und an der Grenze des 3. Kiefer- und 1. Brustsegmentes sind Einsenkungen sichtbar; die Delle des Vorderdarms ist von einem nach hinten geöffneten Wall umgeben. Das Hinterende ist vom 4. Hinterleibsegment an in Form einer Raute offen, die im 8. Hinterleibsegment ihre grösste Breite erreicht; nach dem 11. Segment zu verengt sie sich wieder, ohne über dem hinteren Entodermkeim ganz zusammen zu schliessen.

Fig. XIV. Vorderende eines Embryo.

Fig. XV. Skizze des Embryo von Fig. 78—83.

Tafel 2 (Tab. XIV).

Fig. XVI. Embryo mit völlig versenkter Mittelplatte.

Fig. XVII. Aelterer Embryo, dessen Hinterende in der Entwicklung etwas gegen das Vorderende zurückgeblieben ist. In dem Brustabschnitt bemerkenswerth der breite Intersegmentalraum des 3. Kiefer- und 1. Brustsegmentes (Spinndrüsenanlage) sowie die schwache Trennung des 1. und 2. Brustsegmentes. In dem 1. Kiefersegment die Einsenkung der vorderen Tentoriumanlage sichtbar.

Fig. XVIII. Nach dem vollendeten Verschluss der Bauchseite und der Ausdehnung des Ectoderms über den hinteren Entodermkeim treten hier zwei Paare von Wülsten auf, an deren Innenrand die Einsenkung der Malpighischen Gefässe beginnt. Hinter ihnen erhebt sich die hintere Falte der Embryonalhülle. Die Schenkel des hinteren Entodermkeimes reichen bis an das 6. Hinterleibssegment. Beiderseits der Medianebene treten die Ganglienwülste hervor.

Fig. XIX. Beginnende Einsenkung des Enddarmes und Vertiefung der Anlagen der Malpighischen Gefässe.

Fig. XX. Dieser Embryo zeigt einen Fall von sehr ungleichzeitiger Entwicklung der verschiedenen Abschnitte. Der vor dem Mittelkiefersegment liegende Theil des Kopfes steht noch auf einer ganz frühen Stufe, während im Mittel- und Hinterkiefersegment die Kieferanlagen sich schon erhoben haben und im Rumpf die Stigmenanlagen aufgetreten sind. Am Hinterende sind die noch oberflächlich liegenden Malpighischen Wülste sichtbar.

Fig. XXI. S. $^1/_1$. Vorderende. Es zeigt die Anlagen der Oberlippe, die Vorderdarmfalte- und Einsenkung, die Antennenanlage, das Vorkiefer-, Vorderkiefer- und Hinterkiefer-Segment in normaler Entwicklung.

Fig. XXII. S. $^1/_1$. Die Schenkel des hinteren Entodermkeimes haben sich bis zum 4. Hinterleibssegment vorgeschoben; in den Brust- und Hinterleibsegmenten (mit Ausnahme des 8.) treten die Einsenkungen der Stigmen auf, in den Brustsegmenten sind die Anlagen der Beine bemerkbar, in den Kiefersegmenten haben sich die Kieferanlagen als Wülste erhoben. Die Mündungen der Spinndrüsen liegen noch ganz im Bereich des 1. Brustsegmentes, nur ihr Vorderrand wird von dem Hinterrand des Hinterkieferwulstes überdeckt.

Fig. XXIII. Anlage aller 10 Stigmenpaare, Spinndrüsenmündung noch zwischen Hinterkiefer- und 1. Brustsegment, Oberlippenanlagen.

Fig. XXIIIa. Vorderende von XXIII, etwas seitlich gedreht.

Fig. XXIV. Die Kieferanlagen erheben sich stärker, die Beinanlagen sind kaum bemerkbar. Die Spinndrüsenmündung ist in Beziehung zu dem Hinterrande der 3. Kieferanlage getreten. Alle Stigmenanlagen vorhanden und noch sehr weit. Hintere Entodermschenkel bis zum 4. Hinterleibsegment, vordere bis zum 3. Kiefersegment reichend. Im Umkreis der eingesenkten Anlage des Enddarmes und der Malpighischen Gefässe hat sich ein ringförmiger Wulst (Afterwulst) aus dem Ectoderm erhoben. Die Mündung des Vorderdarms ist jetzt nach hinten breit, nach vorne spitz ausgezogen.

Fig. XXV. Der Embryo weicht durch die ausgebauchten Seitenränder und auch dadurch von der regelmässigen Form ab, dass die Anlagen der Oberlippe kaum bemerkbar sind; im übrigen normal entwickelt. Die Stigmentaschen sind sehr weit geöffnet, die Beinanlagen deutlich, die Kiefer knopfförmig. Die Drehung der Hinterkiefer nach innen und vorne und mit ihr die Ortsänderung der Spinndrüsen-Mündungen ist jetzt deutlich sichtbar. Die Schenkel des hinteren Entodermkeims haben sich bis zum 3. Hinterleibssegment vorgeschoben; der Afterwulst ist breiter und die Oeffnung enger geworden.

Fig. XXVI. S. $^1/_1$. Das Vorderende von Fig. XXV in $^3/_4$ Profil zeigt die Antennenanlage, eine kleine Vorragung (Extremität) an dem Vorkiefersegment und die 3 Kiefersegmente mit den Kieferanlagen.

Fig. XXVII. S. $^1/_1$. Embryo sehr regelmässig ausgebildet, aber das Vorderende über den vorderen Pol des Dotters hinaus gelagert. Dadurch sind von diesem Theile nur die schon stark hervorragenden Antennen sichtbar. Die Vorderkiefer sind stärker, die Mittel- und Hinterkiefer weniger entwickelt als in Fig. XXV. Die Oeffnungen der Stigmentaschen sind kleiner und oval geworden, die Taschen selbst dreispitzig geblieben. Die Ganglienwülste treten in jedem Segment deutlich hervor, die äussere Segmentirung des Embryo ist eine sehr scharfe, was besonders die Profilansicht zeigt (XXVIIa). Die Mesodermröhren sind beiderseits sichtbar. Entsprechend der geringeren Entwicklung der Hinterkiefer ist hier auch die Lageveränderung der Spinndrüsenmündungen noch ganz unbedeutend; die noch ganz kurzen Drüsenröhren wenden sich erst nach der Seite und erstrecken sich dann nach hinten bis unter das 2. Brustsegment.

Fig. XXVIII. S. $^1/_1$. Das Vorderende etwas über den vorderen Pol des Dotters hinaus gelagert. Die Kiefer- und Beinanlagen sind stärker entwickelt, das Stigma des 2. Brustsegmentes ist das grösste und mit der Oeffnung längs gestellt. Die Mesodermröhren weit und deutlich durchscheinend. Der Afterwulst noch nach hinten geöffnet; vom Boden des eingesenkten Enddarmes aus ragen als kurze, spitze Zacken die vorderen (ventralen) Malpighischen Gefässe unter das 10. Hinterleibssegment. Die Schenkel des vorderen Entodermkeimes und ebenso die des hinteren reichen bis an das erste Hinterleibssegment. Die Spinndrüsen erstrecken sich bis an das Ende des 3. Brustsegmentes, ihre Mündung ist schon ziemlich stark nach vorne und der Medianebene zu verschoben.

Fig. XXIX. Veränderungen am Hinterende während des Wachsthums der Malpighischen Gefässe.

Fig. XXX. Vorderende eines Embryo, gleich dem folgenden, wo die Erklärung nachzulesen ist.

Tafel 3 (Tab. XV).

Fig. XXXI. S. $^1/_1$. Embryo gleich dem vorigen. Vorderende schräg von der linken Seite gesehen. Die Oberlippenanlagen haben sich noch nicht aufgerichtet; es sind deutlich zu unterscheiden ein 1. Segment mit warzenförmiger Erhebung (Extremität?), 2. oder Antennensegment, 3. oder Vorkiefersegment, 4. oder Vorderkiefersegment, 5. oder Mittelkiefersegment, 6. oder Hinterkiefersegment, jedes mit gegen die Nachbarsegmente deutlich abgegrenztem Ganglienwulst. Am Vorderrande des Vorderkiefersegments (intersegmental) die querovale Tentoriumeinsenkung.

Fig. XXXII. Die vereinigten Oberlippenanlagen nur noch durch eine seichte Furche am Vorderrande getrennt; Vorkiefersegment deutlich. Zwischen Mittel- und Hinterkiefersegment die Einsenkung der hinteren Tentoriumanlage. Die Stigmen verengt, der Afterwulst kreisförmig. Die Kieferanlagen erscheinen als grössere, die Beinanlagen als kleinere Zäpfchen; an dem Vorkiefersegment warzenförmige Erhebungen; der Anfang des Schlundes (Mund) eng und kreisförmig.

Fig. XXXIII. Hinterende. Die Stigmen sind weiter nach der Seite verschoben, die zwei vorletzten Segmente schmäler, aber sehr deutlich.

Fig. XXXIV. Vorderende. Die Antennen und Kieferanlagen grösser, die Mittelkieferanlagen verlängert, das Vorkiefersegment noch deutlich. Die Einsenkung am Vorderrande des Vorderkiefersegmentes sehr weit, diejenige zwischen Mittel- und Hinterkiefersegment verengt. Der Anfang des Schlundes in dieser Lage verdeckt durch eine Querfalte. Die Stigmen eng, Beinanlagen nicht vergrössert.

Fig. XXXV. Ganzer Embryo, vgl. Fig. XXXIV. Die Drüsenschläuche reichen weit nach hinten, der Afterwulst ist noch glockenförmig.

Fig. XXXVI. S. $^1/_1$. Der „Kopf" trennt sich vom Rumpfe durch eine seitliche Einschnürung und eine Querfurche zwischen dem Hinterkiefersegment und dem 1. Brustsegment. Durch die bei XXXIV erwähnte Querfalte ist jetzt die weite Mundöffnung gebildet, welche jetzt noch weit vor den Kiefern liegt. An der Oberlippe zeigt nur noch eine leichte Kerbe die Entstehung aus getrennten Hälften. Die vorderen und mittleren Kieferanlagen gehen aus stumpfen Zapfen in die Form spitzer, und im 1. Kiefersegment in ihrem basalen Abschnitt erweiterter Zapfen über. Die Beinanlagen haben den höchsten Grad der Ausbildung erreicht. Die Mündungen der Spinndrüsen sind mit der Rückwand der Hinterkieferanlagen nach vorne und innen verschoben und liegen jetzt neben und fast parallel der Medianebene. Die Stigmen sind kreisförmig geworden, die Tracheenstämme deutlich sichtbar.

Fig. XXXVII. S. $^1/_1$. Der Kopf beginnt sich vom Dotter abzuheben, indem sich seine Seitenränder nach dem Rücken zu einander nähern. Die Oberlippe hat sich an ihrer Basis um einen rechten Winkel nach der Bauchseite zu gedreht, die Kiefer sind kräftiger entwickelt, aber ihre Lage zum Munde gegen XXXVI kaum verändert, die Beinanlagen sind schwächer geworden, das 3. Paar schon stark zurückgebildet. Der Rumpf des Embryo ist bedeutend verbreitert, der After jetzt eng kreisförmig. Die Spinndrüsen lassen sich bis in das 7., das ventrale Paar Malpighischer Gefässe bis in das 3. Hinterleibsegment verfolgen.

Die „vordere Tentorium-Einsenkung" ist von dem Vorderrand an den Aussenrand des Vorderkiefers verschoben.

Die auffälligste Veränderung zeigt die mittlere Bauchseite, in welcher jetzt statt der Doppelreihe von Ganglienwülsten die Anlage der Ganglienkette („Leiter") in Form zweier aus Zellen bestehender Längsleisten, durch ebensolche breitere Querbänder verbunden, deutlich durch das sehr dünne Ectoderm sichtbar ist.

Die Embryonalhülle, zu dieser Zeit noch einen vollständigen, einfachen Sack bildend, ist hier eingezeichnet, auf den vorhergehenden Abbildungen dagegen absichtlich weggelassen; ebenso die Eihaut.

Fig. XXXVIII. Die Kiefer sind glatt, die Beine in Rückbildung begriffen, die zwei ersten Paare zweizipfelig. Die Medianröhren der Stigmen sind nur noch auf eine ganz kurze Strecke zu verfolgen und scheinen dann zu endigen. Dicht bei den Stigmen gehen von ihnen Sagittalröhren aus, welche sie alle untereinander verbinden.

Fig. XXXIX. S. $^1/_1$. Der Kopf hat sich abgerundet und von dem Dotter abgehoben, die Oberlippe hat sich über die Mundöffnung gelegt und aus ihrem mittleren Theile eine kleine, nach hinten vorragende Schuppe entwickelt. Die Antennen stehen noch seitlich von der Mundöffnung. Die Kiefer sind einander und dem Munde genähert, die Hinterkieferanlagen sind abgeplattet, die Spinndrüsenmündungen zwischen ihnen bis zur Berührung an einander gerückt. Die Drüsenröhren reichen bis in das

10. Hinterleibsegment, das ventrale Paar Malpighischer Gefässe bis in das 1., das dorsale bis in das 2. Hinterleibsegment. Die Ganglienleiter gliedert sich in segmentale Anschwellungen und dünnere Verbindungsstücke und gewinnt so die Form der Kette.

Das After ist hier noch weit.

Von den Beinanlagen ist das 1. und 2. Paar stark zurückgebildet, das 3. Paar äusserlich verschwunden.

Fig. XXXX. Die Oberlippe aufgeschlagen, die Antennen verlängert und nach dem Rücken zu — vor und über der Mundöffnung — verschoben, die Vorderkiefer bis neben den Mund vorgerückt. Die Hinterkiefer haben sich einander genähert; die Anfangsstücke der Drüsen sind mit einander verschmolzen.

Fig. XLI. S. $^1/_1$. Der Kopf hat sich zusammengezogen und verkleinert. Die Antennen und Vorderkiefer sind noch nicht so weit verschoben wie in Fig. XL, aber die Hinterkiefer, flach und trapezförmig, sind bis zur Berührung zusammengerückt, sodass alle Kiefer nunmehr radial angeordnet erscheinen. An Stelle der zurückgebildeten Beinanlagen sind auf den drei Brustsegmenten je ein Paar flacher und breiter Hervorragungen sichtbar geworden.

Fig. XLII. Alter Embryo von der Rückenseite aus gezeichnet. Bildung des Herzens. Genitalorgane bereits am Rücken, aber noch ziemlich weit seitlich gelagert. Die linke liegt normal dicht am Vorderrand des 5. Hinterleibssegmentes, die rechte indessen ist ausnahmsweise bis an den Hinterrand desselben Segmentes verschoben.

Fig. XLIII. Embryo dicht vor dem Ausschlüpfen. Die stark abgerundeten elipsoiden Ganglienpaare berühren sich median, die Commissuren sind also äusserst kurz. Die Längscommissuren sind dünne Faserstränge mit länglichen Kernen. Von jedem Ganglion geht seitlich, in der Mitte oder etwas nach vorn, schräg nach hinten ein Strang Nervenfasern (seitliche Nervenzweige) ab. Quer hinter jedem Ganglion läuft eine feine Tracheen-Schlinge von einem Stamm zum andern; an der Verschmelzungsstelle, gerade hinter dem Ganglion, zeigen die feinen Röhrchen eine zellige Auftreibung.

Fig. XLIV. Embryo im Alter dem vorigen gleich. In der Seitenlage gezeichnet. Der Kopf ist am Rücken durch eine tiefe Einsenkung vom Rumpf getrennt.

Fig. XLV. Hinterende einer ganz jungen ♀ Larve vom Bruch aus gesehen.

Fig. XLVI. Hinterende einer ganz jungen ♂ Larve. Seitenlage.

Tafel 4 (Tab. XVI).

Fig. 1. $^1/_1$. *a, b, c, d* = 7., 10., 11. und 12. Querschnitt durch das Vorderende eines Eies kurze Zeit nach Beginn der Theilung; die letzten (hinteren) Theilzellen liegen im 15. Schnitt.

Fig. 2. $^1/_1$. *a, b, c* = 2., 4. und 7. Querschnitt durch das Vorderende eines fast gleichaltrigen Eies; die letzten Theilzellen liegen in 17. Schnitt. In der Spitze des Eies sind sie gleichmässig vertheilt, reichen dann aber wie in Fig. 1 auf der einen Seite des Eies weiter nach hinten als auf der anderen.

Fig. 3. $^1/_5$. Aus Eiern von *Sialis* im ersten Anfange der Eitheilung; die hier festeren Dotterelemente sind nur an einzelnen Stellen eingezeichnet; *a* Zelle vor der Theilung, *b* in Theilung begriffen, *c* nach Theilung des Kernes.

Fig. 4. $^1/_1$. 34. Schnitt durch ein älteres Ei. Es ist das sackartige Geflecht der Theilzellen („Syncytium") getroffen, welches wie in Fig. I erst etwas hinter der Spitze des Eies beginnt. Die Theilzellen haben sich ziemlich regelmässig in einem Kegelmantel angeordnet und vermehren sich in dieser Form nach dem Hinterende des Eies zu, wobei die Zwischenräume zwischen benachbarten Zellen auf das 2—3fache anwachsen. Die äussersten Theilzellen reichen bis zum 80. Querschnitt.

Die Theilungen gehen nicht nur radial, sondern häufig auch tangential vor sich, so dass zahlreiche Zellen in das Innere des Sackes treten und sich hier in dem des Bildungsdotters zum grössten Theil beraubten Nahrungsdotter vermehren.

Fig. 5 u. 6. $^1/_3$. Fig. 5 und 6 aus einem älteren Ei von *Anthophora personata* mit fast beendeter Theilung. Fig. 5, der 200. Schnitt vom Hinterende aus, würde bei der (jüngeren) Fig. I ungefähr der Stelle des Pfeiles *a b*, Fig. 6, der 18. Schnitt vom Hinterende aus, dem Pfeil *c d* entsprechen. — Das Ei war durch Erwärmen in Pikrinsäurelösung abgetödtet, dann mit Hämatoxylin gefärbt worden; Bildungsdotter wurde hierbei blau, Nahrungsdotter blieb gelb. — In Fig. 5 (*a b*) aus dem vorderen Abschnitt des Eies sind die Theilzellen auf der Bauchseite schon an die Oberfläche getreten und unter sich wie mit dem Keimhautblastem zu einem dichten „Syncytium" verschmolzen, auf der Rückenseite sind sie noch etwas von der Oberfläche entfernt. Im Inneren des Eies liegen die als Vitellophagen zurückbleibenden Theilzellen. — Fig. 6 (*c d*) Querschnitt kurz vor der Spitze des „Sackes" mit wenigen und noch nicht regelmässig angeordneten Theilzellen. — Beide Präparate zeigen deutlich, wie die hauptsächlich aus Bildungsdotter bestehenden Wände (Blasen), in welchen die Nahrungsdotter-Tropfen eingeschlossen sind, von den auftauchenden Theilzellen auf- und mitgenommen werden.

Fig. 7. $^1/_3$. Theile von Querschnitten aus vier verschiedenen Stellen eines Eies während des Auftauchens der Theilzellen; *a* und *b* etwas weiter nach hinten gelegene Schnitte, in *c* eine Zelle, die eben an der Oberfläche angekommen im Begriffe steht mit der benachbarten zu verschmelzen, *d*, noch weiter nach vorne zu, das oberflächliche Syncytium. Während des Auftauchens sind fast sämmtliche Zellen in Theilung begriffen; einige Stadien daraus sind in *e* dargestellt.

Fig. 8. $^1/_3$. Auftauchen der Theilzellen von *Anthophora personata*; stärker vergrösserte Theile von Querschnitten der Reihe, welcher auch Fig. 5 entnommen ist. In *a* und *b* Zellen, welche an das Keimhautblastem herantreten und mit demselben verschmelzen, in *e* eine Stelle aus der Bildung des oberflächlichen dichten „Syncytiums", stark mit Dotter durchmengt; *d* zeigt das oberflächliche „Syncytium" nach der ersten Kerntheilung. Der feinkörnige Dotter ist nur in *b* an einigen Stellen eingezeichnet, er ist in allen Lücken der Schnitte *a*, *b*, *c* enthalten.

Fig. 9. $^1/_3$. Querschnitte durch ein Ei. Sie zeigen einige der gleichzeitigen Vorgänge im jungen Blastoderm vor der Abgrenzung der Blastodermzellen. *b* von der Bauchseite nahe am Vorderende, *c* etwas näher der Mitte, *d* aus der Mitte das Eies; weiter nach dem Hinterende zu werden die Kerne wieder grösser, die Zellen deutlicher getrennt, bis sie nahe dem hinteren Pol das Aussehen, wie es in *a* dargestellt ist, zeigen; *e* einige Zellen der Rückenseite, *f* der Seitenwand.

Fig. 10. $^1/_3$. Theil eines Querschnittes durch ein Ei während der Abgrenzung der Blastodermzellen. Dieselbe geht hier durch Loslösung kugeliger Zellen im Bereiche zweier

Längsstreifen innerhalb des jungen Blastoderms vor sich. Diese Art der Blastodermbildung findet sich sonst nur an den Polen des Eies; ob hier ein anormales Verhalten vorliegt, kann ich (Carrière) nicht sagen, ich beobachtete die Erscheinung nur dies eine mal.

Fig. 11. 1/5. Theile sagittaler Längsschnitte durch ein Ei gegen Ende der Blastodermbildung; *a* vom hinteren Ende, *b* von der Bauchseite nahe am Vorderende, *c* vom vorderen Pol, *d* von der Rückenseite. Die Blastodermzellen scheinen am inneren Ende nicht überall deutlich gegen den Rest der Plasmamasse abgegrenzt zu sein, diese selbst ist im hinteren Abschnitte des Eies viel mächtiger als im vorderen, sie fehlt auf der Rückenseite, deren Zellen sehr flach sind. In Fig. 11 *b* ist *dz* = einer Dotterzelle; das Plasmagerüst zwischen den Dottertropfen, welches von den Verzweigungen der Dotterzellen gebildet wird, ist in den Abbildungen nur angedeutet.

Fig. 12. 1/5. Theil eines Längsschnittes durch frisch gebildetes Blastoderm von *Stelis nasuta*.

Fig. 13. 1/5. Theile von Querschnitten durch die Bauchseite eines Eies bei Beginn der Bildung der Mittelplatte; die vorher prismatischen Zellen (11 *b*) werden kugelig und vermehren sich stark, wodurch die Mittelplatte mehrschichtig wird; 19 *c* eine kleine Stelle mit verschiedenen Theilungsstadien. — Die Dotterzellen *dz* bringen zu dieser Zeit grosse Mengen von Nahrung an die Zellen der Mittelplatte, ihre feinsten Ausläufer tief zwischen deren Zellen einsenkend; vielfach verschmelzen dabei mehrere Dotterzellen zu einer grösseren Masse *d*. Die inneren Abschnitte der Zellen der Seitenplatten sind mit feinen Dottertröpfchen oder Körnchen erfüllt, nie sieht man solche in den Zellen der Mittelplatte oder der Entodermkeime.

Tafel 5 (Tab. XVII).

Fig. 14—24. 14—18, 20—24 Seibert 1/4, 18 *a* und 19 S. 1/5. *fu* = Mesodermfurche, *fa* = Mesodermfalte. — Querschnitte durch die Bauchseite eines Embryo während der Bildung der Mittelplatte, ungefähr gleich Fig. IV. 14 nahe am Vorderende des Eies (Schnitt 281), 15 Anfang der Mittelplatte, von den Furchen begrenzt (243); 16 (172) und 17 (158), dickere und dünnere Querstreifen der Mittelplatte innerhalb der Falten; an einzelnen Stellen neigen sich die Falten schon über die Mittelplatte 18 und 18 *a* (150); 19 (125) eine dünnere, weiter nach hinten liegende Stelle. Näher dem Hinterende gehen die Falten wieder in die Furchen über, 20 (110), 21 (97) rechte und linke Seite verschiedener Schnitte durch einen dicken Querstreif der Mittelplatte, 22 und 22 *a* (87) rechte und linke Seite eines Schnittes durch den darauf folgenden dünneren Querstreif, 23 (81) linke Seite eines Schnittes durch den vorletzten dickeren Querstreif, 24 ganzer Schnitt durch die Verdickung im Hinterfelde nahe dem hinteren Pol; der Dotter ist nicht eingezeichnet, die Rückenseite des Eies ist durch zu rasche Diffusion gegen die Bauchseite eingefaltet.

Fig. 25—31. Querschnittreihe durch einen Embryo ungefähr gleich Fig. V, aber regelmässiger gebaut und etwas jünger. 25 (52) Seibert 1/3 rechte Hälfte eines Schnittes durch das Blastoderm vor dem Keimfelde der vorderen Entodermanlage. 26 (79) S. 1/5. 19. Schnitt hinter dem Anfang des vorderen Entodermkeimes, ungefähr in der Mitte desselben. Die Lücken zwischen den Zellen sind bei der Behandlung des Schnittes entstanden.

w = Wucherstelle des v. ent. k. 27 (97) S. 1/5. 37. Schnitt durch den vorderen Entodermkeim, trifft den Hinterrand desselben; wenige Schnitte später beginnen die Mesodermfalten. Die Kerne in den Entodermzellen sind in beiden Schnitten schematisch, da ungenügende Färbung die genauere Wiedergabe der zahlreichen Mitosen unmöglich macht.

Fig. 28, 29, S. 1/5 zeigen die steigende Verdünnung der Mittelplatte nach dem Hinterende zu; anfangs auch am Rande mehrere Zellen dick 28, weiter nach hinten nur noch in der Mitte zweischichtig 29; dann endet sie und es beginnt eine einschichtige Blastodermstrecke 30, in der inselförmig das Keimfeld des hinteren Entodermkeimes liegt 31. — Es entsprechen diese Bilder ziemlich genau den folgenden Längsschnitten durch einen etwas älteren Embryo.

32—35, S. 1/5. Sagittale Längsschnitte durch den Embryo der Abbildung IX. Das Ectoderm hat sich im vorderen Drittheil über dem Mesodermkeim beinahe geschlossen, am Hinterende ist die Mittelplatte noch von den Furchen begrenzt.

32, Schnitt (89) etwas neben der Medianebene durch den linken Seitenrand des Wucherfeldes des vorderen Entodermkeimes; der Anfang der Mittelplatte liegt offen zu Tag, die Platte ist hier ziemlich dick. Das Ectoderm (Seitenplatte) hängt sowohl an seinem vorderen als an seinem hinteren Rande mit der Mittelplatte durch das untere Blatt der Mesodermfalte zusammen; am Vorderende ist diese Verbindung aber gelockert, da die beiden Seitenplatten nahe daran sind, sich zur ununterbrochenen Ectodermplatte zu vereinigen. Die Mittelplatte ist eine kurze Strecke hinter ihrem Vorderende verdünnt, nimmt dann wieder an Stärke zu und erreicht ungefähr in der Mitte ihrer Ausdehnung ihre grösste Dicke; hier und in ihrem hinteren Abschnitte sind die segmentalen Verdickungen sehr deutlich. Auf das Ende der Mittelplatte (und der Furchen) folgt eine Strecke unveränderten Blastoderms; diese Zellen nahmen die Farbe viel stärker an als die Zellen der Mittelplatte und des Entodermkeimes. Hieran schliesst sich das Keimfeld der hinteren Entodermanlage.

33, Schnitt (83) durch die Mitte des Wucherfeldes des vorderen Entodermkeimes; die ganze Oberfläche besteht aus thätigem Blastoderm; das vorderste Ende des Schnittes wurde beim Einlacken beschädigt, wodurch die oberflächliche Blastodermschicht des Vorderrandes verloren ging (vgl. 32, 34). Auch auf den medianen Schnitten ist wie auf den seitlichen der vordere Entodermkeim sehr scharf von der Mittelplatte getrennt. Dem Oberflächenbilde entsprechend ist der frei liegende Theil der Mittelplatte hier grösser.

34, der Schnitt (77) berührt den rechten Seitenrand des Wucherfeldes des vorderen Entodermkeimes. Auf diesem ist auch die — nicht auf allen Schnitten unverletzte — vordere Anlage der Embryonalhülle als kleine Blastodermfalte vor dem vorderen Entodermkeim zu sehen.

35, Schnitt (78) durch den hinteren Abschnitt der linken Seite des Embryo.

36—44, S. 1/5. Querschnitte durch einen Embryo gleich Abbildung VII. Die Seitenplatten haben sich der Mittellinie noch nicht soweit genähert wie bei VIII, im Uebrigen aber ist der Embryo etwas weiter entwickelt.

36 (343). Querschnitt aus dem Anfange des vorderen Entodermkeimes, 37 (334) und 38 [326) etwas weiter nach hinten durch denselben Embryo gelegte Schnitte, nur zum Theil wiedergegeben.

Tafel 6 (Tab. XVIII).

Fig. 39 (115). Schnitt gegen Ende der Mittelplatte; auf der einen Seite ist die ganze Seitenplatte mit ihrem am Rande kugeligen Zellen eingezeichnet.

40 (54). Aus dem Ende der Mittelplatte, dicht vor dem Ende der Furchen.

41 (51). Aus dem Anfange des hinteren Entodermkeimes.

42 (32), 43 (15), 44 (2). Schnitte aus dem hinteren Theile und dem Ende des hinteren Entodermkeimes.

Fig. 45 $^1/_3$. Vordere Hälfte eines Sagittelschnittes durch den hinteren Entodermkeim eines Embryo etwas älter als VII und VIII. Die Mittelplatte und der Anfang des hinteren Entodermkeims berühren sich jetzt, die Mittelplatte ist bis an ihr Ende mehrschichtig geworden, wie auch schon bei dem Embryo Fig. 36—44. Der Entodermkeim schiebt sich mit seinem unteren Abschnitte nach vorne etwas unter die Mittelplatte.

Fig. 46—52. Querschnitt durch einen Embryo, der zwischen Abbildung X und XI steht. Am Vorderende hat sich die Falte der Embryonalhülle weiter erhoben und über der Spitze des Eies vom Dotter losgelöst, aber noch nicht über den Vorderrand des Ectoderms gelegt. Rücken und anstossende Hälfte der Seiten blastodermfrei.

46 $^1/_4$. Schnitt (37). Unter der Embryonalhülle auf dem Dotter eine einfache Schicht Entodermzellen, vor dem Vorderrande des Ectoderms.

47 $^1/_4$. Schnitt (46) dicht hinter dem Anfange des Ectoderms; Embryonalhülle von dem Seitenrande desselben losgelöst.

48 $^1/_4$. Schnitt (52) dicht hinter dem Anfange der hufeisenförmigen Vorderdarmfalte; Embryonalhülle hängt mit Ectoderm zusammen, hat sich aber auf einer Seite schon etwas erhoben.

49 $^1/_3$. Schnitt (62) durch die Vorderdarmeinsenkung; der Boden derselben noch thätige Keimstelle des Entoderms; die vordersten Zipfel des Kopfmesoderms beginnen auf Schnitt (65).

50 $^1/_3$. Schnitt (131) durch den Zwischenraum des Hinterkiefer- und 1. Brustsegmentes; die Anlage der Spinndrüse; Anfang des Rumpfmesoderms.

51 $^1/_3$. Schnitt (187) durch das Ende des 3. Brustsegmentes.

52 $^1/_3$. Schnitt (288) nahe dem Hinterende der Mittelplatte.

Fig. 53—57. Sagittalschnitte durch einen Embryo gleich Abbildung XIII.

53 $^1/_4$. Schnitt (38) durch die Einsenkung des Vorderdarms, der aber nicht ganz median verläuft, sondern über dem 11. Hinterleibsegment das Ectoderm trifft.

54 $^1/_3$. Schnitt (40) durch die Mitte der Vorderdarmanlage, den vorderen Entodermkeim und das Vorderende des (medianen) Kopfmesoderms. Die Einsenkung liegt der Hauptsache nach vor dem noch thätigen Wucherfelde des Entodermkeimes, zieht aber den Anfang derselben ihren Bereich.

55 $^1/_3$. Schnitt (70) durch das Hinterende des Embryo, nahe dem Seitenrande; der Entodermkeim, zum grössten Theil vom Ectoderm bedeckt, berührt sich nicht mit dem Ende des Mesodermrohres.

56 $^1/_3$. Schnitt (65) etwas weiter nach der Mittelebene zu.

57 $^1/_3$. Schnitt (51) etwas neben der Mitte, durch den innersten Rand des Ectoderms über dem Entodermkeim; mächtige mediane Verdickung des Endmesoderms, welche in den Entodermkeim hineingeschoben ist.

Die drei Schnitte zeigen den steilen Hinterrand des Ectoderms, seinen Uebergang in den vom Blastoderm noch nicht getrennten hinteren Abschnitt des Entodermkeimes und dessen Zusammenhang mit dem Blastoderm des Hinterendes.

Fig. 58—60, S. 1/3. Querschnitte aus dem Hinterende eines Embryo, etwas jünger als Abbildung XIV, dessen Ectoderm mit Ausnahme weniger ganz kurzer und schmaler Stellen in der Mittellinie geschlossen war.

58 (51). Schnitt vor dem Ende des hinteren Entodermkeimes; mediane Mesodermverdickung; seitlich ausserhalb der Mesodermröhre die mächtige Seitenleiste des Entoderms.

59 (22). Schnitt vor dem Ende des h. ent. k.; Hinterrand des Ectoderms und Anfang des freien Abschnittes des hinteren Entodermkeimes.

60 (15). Schnitt vor dem Ende des h. ent. k.; Ectoderm nur an den Seiten gebildet. Die ganze mittlere Oberfläche besteht aus kugeligen Blastodermzellen; andauernde Vermehrung der Entodermzellen.

Tafel 7 (Tab. XIX).

Fig. 61—71 u. 73—76 1/3. Querschnitte durch einen Embryo gleich Abbildung XIII—XV, im Ganzen weiter entwickelt als Serie der vorausgehenden Fig., aber Verschluss des Hinterendes verzögert.

61. Schnitt (9) durch das Vorderende; Embryonalhülle steht median noch mit dem Embryo in Verbindung, das untere Blatt dieser Falte ist gestreift. Unter der Embryonalhülle auf dem Dotter der vordere Entodermwulst (vgl. die späteren Sagittalschnitte); zahlreiche Dotterzellen.

62. Schnitt (14) durch die Vorderwand der Vorderdarmfalte, kurz vor der Theilung.

63. Schnitt (17) aus dem Anfang der Einsenkung des Vorderdarms; von der Hauptmasse des Entoderms aus Verbreitung der Zellen nach der Seite; Embryonalhülle nur wenig über den Rand des Embryo erhoben.

64. Schnitt (21) durch die tiefste Stelle der Einsenkung des Vorderdarmes.

65. Schnitt (26) durch die Rückwand der Vorderdarmeinsenkung und die noch thätige Keimstelle des v. ent. k.; beiderseits des Entodermzapfens die zungenförmigen Ausläufer des Kopfmesoderms.

66. Schnitt (35) durch den Anfang des Vorkiefersegmentes und das Kopfmesoderm, 5 Schnitte hinter dem Ende der Wucherstelle. Embryonalhülle von hier ab noch nicht losgelöst.

67. Schnitt (57) durch den Zwischenraum des Vorder- und Mittelkiefersegmentes.

68. Schnitt (85) durch das Hinterkiefer-Segment; Mesodermsack.

69. Schnitt (93) durch die Mitte des Zwischenraumes des Hinterkiefer- und 1. Brustsegmentes; die Anlage der Spinndrüse; Mesodermrohr.

70. Schnitt (177) durch den Hinterrand des 2. Hinterleibssegmentes und den Anfang des Intersegmentalraumes; Mesodermröhren.

71. Schnitt (180) durch den Zwischenraum des 2. und 3. Hinterleibssegmentes; Mesodermsäcke.

Fig. 72 1/3. Aus einer anderen Serie. Querschnitt durch den Zwischenraum des Hinterkiefer- und 1. Brustsegmentes; Spinndrüsenanlage eines etwas älteren Embryo.

Fig. 73. Schnitt (257) durch den Anfang der noch offenen Stelle am Hinterende und das verdickte Endmesoderm.

74. Hälfte eines Schnittes (291) durch die offene Stelle am Hinterende; Vorderende der einen Seitenleiste des hinteren Entodermkeimes.

75. Schnitt (306) kurz vor dem Ende der offenen Stelle; Verdickung des Endmesoderms, Seitenleisten des Entodermkeimes nahe ihrem Ursprung.

76. Schnitt (315) durch den hinteren Entodermkeim an seiner dicksten Stelle und zugleich den Hinterrand des darüber liegenden Ectoderms; die Ectodermzellen sind schematisch nach einem etwas früheren Schnitt gezeichnet.

Fig. 77. Querschnitt (270) durch das Hinterende eines Embryo, ungefähr gleich Fig. XV. Der Spalt fast ganz geschlossen; neben dem Mesoderm die Entodermleiste.

Fig. 78—83 $^1/_3$. Sagittalschnitte durch einen Embryo etwas älter als Abbildung XIII; nur ein ganz schmaler Spalt vom 7. Hinterleibssegment an ist noch offen; die Seitenleisten des h. ent. k. reichen bis zum 9. Hinterleibssegment; die Embryonalhülle wie bei Serie 61—71 und 73—76. — Bei den Schnitten hat sich das Ectoderm etwas von den darunter liegenden Schichten abgehoben.

78. Schnitt (34) nahe dem Seitenrand, vom Vorderende des Embryo bis an das Ende des Hinterkiefersegmentes reichend. Kopfmesoderm unter dem Vorkiefersegment endigend, Embryonalhülle vom Embryo losgelöst.

79. Schnitt (48) nahe der Mittellinie, vom Vorderrande des Embryo bis zum Ende des Vorderkiefers reichend; vom Kopfmesoderm schiebt sich zwischen Ectoderm und Entodermkeim ein zungenförmiger Fortsatz vor; Embryonalhülle mit Embryo noch in Verbindung.

80 u. 81. Schnitt (37) seitlich und (44) näher der Mitte durch das Hinterende des Embryo; ec. Hinterrand des Ectoderms, b. Blastoderm, h. ent. k. hinterer Entodermkeim, ms. Mesoderm, d. Dotter mit Dotterzellen.

Tafel 8 (Tab. XX).

Fig. 82. Schnitt (28) durch den Seitenrand des Embryo, den Mesodermschlauch fast in seiner ganzen Länge zeigend; Anfang desselben unter dem zweiten Kiefersegment, das Hinterende in Folge der seitlichen Krümmung des Embryo vom 7. Hinterleibsegment an nicht mehr getroffen. k. ms. Kopfmesoderm, v. ent. k. vorderer Entodermkeim, die Zellen beider etwas aus der Lage und dem Zusammenhang gekommen. e. h. Embryonalhülle.

In den Segmentsäcken des Hinterleibs (3—5) Anlage der Genitalorgane; hieran schliessen die Schnitte Fig. 101—103.

Die Segmentgrenze des Ectoderms am Rande undeutlich. v. ks. Vorkiefersegment, ks. 1—3 Kiefers., bs. I—III Brusts., hs. 1—11 Hinterleibsegment.

83. Schnitt (41) durch die Mitte der Spinndrüsenanlage; nur bei dieser sind die Zellen eingezeichnet, die Umrisse der nicht ausgeführten Theile sind wie bei den vorhergehenden und folgenden ähnlichen Abbildungen nicht schematisch, sondern getreu nach den Praeparaten wiedergegeben. Die Segmentgrenzen sind hier in dem mittleren Theil des Körpers tief, mit Ausnahme der kaum bemerkbaren, zwischen bs. I und II.

Fig. 84—100, S. 1/3. Sagittale Längsschnitte durch einen Embryo, etwas älter als Fig. 78—83, in dessen Hinterende das Ectoderm bis auf einen kurzen, ganz schmalen Spalt geschlossen ist (etwa = Fig. XV).

84. Schnitt (19) durch die Mitte der Spinndrüsenanlage, vom Anfange des Embryo bis an das 3. Hinterleibsegment abgebildet. Die Segmentgrenzen sind auf dieser Seite des Embryo tiefer als auf der anderen und auch die für eine kurze Zeit characteristische Form der Spinndrüsenanlage hier deutlicher. Die Grenze zwischen 1. u. 2. Brustsegment nimmt mit dem Alter des Embryo an Tiefe zu, wie der Vergleich mit Fig. 83 zeigt.

85—87. Die Hinterenden der Schnitte (19, 24, 30) zeigen die Beziehungen der seitlichen Theile des hinteren Entodermkeimes und des Mesoderms.

88. Schnitt (44) aus der Mitte des Hinterendes mit der noch nicht versenkten Stelle des Mesodermkeimes. 89 u. 90 hinterer und vorderer Abschnitt des Schnittes (47); in Folge einer leichten seitlichen Krümmung des Embryo ist das Vorderende links, das Hinterende rechts dicht neben der Mittellinie getroffen.

91. Schnitt (49) durch die Mitte der Vorderdarm-Einsenkung und die noch thätige Keimstelle des vorderen Entoderms. 91a ein Theil des Schnittes genau nach S. 1/5 gezeichnet. Die Embryonalhülle ist nur in 91 und auf einige der folgenden Schnitte eingezeichnet.

92. Schnitt (50) durch die Einsenkung des Vorderdarmes; die rechte Seitenwand ist zum Theil gestreift (bei a).

93. Schnitt (52) durch den seitlichen Randwulst der Vorderdarm-Einsenkung.

94—99 erläutern die Beziehungen der seitlichen Abschnitte des vorderen Entodermkeimes und der zungenförmigen Fortsätze des Kopfmesoderms.

94. Schnitt (59).

95. Schnitt (62).

96. Schnitt (69); Spinndrüsenanlage.

97. Schnitt (73); Spinndrüsenanlage.

98. Schnitt (77); entspricht ungefähr Schnitt 19, Fig. 84 der anderen Körperhälfte.

99. Schnitt (82) durch den rechten Seitenrand des Embryo; nur das Ende mit dem hinteren Entodermkeim ist nicht mit abgebildet, da es genau aussieht wie in Fig. 84, g. Anlage der Genitalorgane.

100. Schnitt (85) durch den rechten Seitenrand des Embryo mit der Antennen-Anlage (a).

Tafel 9 (Tab. XXI).

Fig. 101—103, S. 1/3. Sagittalschnitte durch die Genitalanlagen des Embryo Ser. 12; sie schliessen sich an Fig. 82 an, vom Seitenrande nach der Mitte zu einander folgend.

101. Schnitt (29).

102. Schnitt (30).

103. Schnitt (31).

g_1, g_2, g_3 Genitalanlage des 3., 4., 5. Hinterleibsegmentes.

Fig. 104—115, S. 1/3. Querschnitte durch die Genitalanlagen; sie schliessen sich an die Fig. 70 u. 71 an; nur die rechte Seite ist gezeichnet.

Fig. 104—107. 4 Schnitte (185), (188), (191), (193) durch die Anlage der Geschlechtsorgane des 3. Hinterleibsegmentes.

108. Schnitt (199) aus dem Zwischenraum des 3. u. 4. Hinterleibsegmentes.

109. Schnitt (208) aus der Anlage der Geschlechtsorgane des 4. Hinterleibsegmentes.

110. Schnitt (215) durch den Anfang des Mesodermsackes des 5. Hinterleibsegmentes, auf dem folgenden Schnitt beginnt die Genitalanlage.

111. Schnitt (218) durch den Anfang der Anlage der Geschlechtsorgane des 5. Hinterleibsegmentes.

112 u. 113. Schnitt (221 u. 222) durch die Mitte derselben Anlage.

114. Schnitt (225) durch den Hinterrand der Genitalanläge des 5. Hinterleibsegmentes.

115. Schnitt (229) durch den Zwischenraum des 5. u. 6. Hinterleibsegmentes.

Fig. 116—123. Querschnitte durch die Genitalanlagen des Embryo Fig. 72; nur die rechte Hälfte der Schnitte ist gezeichnet.

116. Schnitt (176) durch den Zwischenraum des 2. u. 3. Hinterleibsegmentes; die Segmente des Ectoderms und Mesoderms sind bei Embryonen dieses Alters derart gegen einander verschoben, dass der ectodermale Intersegmentalraum über den mesodermalen Segmentsack zu liegen kommt.

117. Schnitt (179) durch den Anfang,

118—120. Schnitte (181, 182, 184) durch die mittleren Theile,

121. Schnitt (187) durch das Ende der Anlage der Geschlechtsorgane im 3. Hinterleibsegment. 119a, 120a, 121a die Genitalanlagen der betr. Schnitte bei $^1/_5$ gezeichnet. Die Anlagen der Geschlechtsorgane erscheinen hier schon als selbständig abgegrenzte Körper in der dorsalen Wand des Segmentsackes.

122. Querschnitt (197) durch das Hinterende einer Genitalanlage eines wenig älteren Embryo, nach $^1/_5$ gezeichnet. In der ventralen Wand des Segmentsackes mehrere Mitosen, darunter zwei tangentiale; danach zu schliessen, würde auch diese Wand Zellen zu den Genitalorganen liefern.

123, S. $^1/_3$. Genaue Ausführung eines Längsschnittes (15) durch die Genitalanlage vom 3. bis zum 6. Hinterleibsabschnitt.

Fig. 124, S. $^1/_5$. Sagittaler Schnitt aus einem reifen männlichen Embryo, die Geschlechtsdrüsen zeigend.

Tafel 10 (Tab. XXII).

Fig. 125—149. Querschnitte aus dem primären Rumpfabschnitt.

125. Winkel Oc. 2, Obj. 5 (261). Wie Fig. 73; indess Pimordialspalte deutlicher.

126. V. w. v. Abschnitt zwischen Mittel- und Hinterkiefersegment. (Hintere Grenze des Mittelkiefersegmentes). Zwischen Fig. 67 u. 68.

Fig. 127—129. W. Oc. 2, Obj. 4. Etwas älterer Embryo. (Ungefähr entsprechend Fig. XIX und XX.)

127. Hintere Grenze des 1. Brustsegmentes.

128. 3. Hinterleibsegment. Vordere Genitalanlage.

129. Aus dem hinteren Rumpfabschnitt (8. Hinterleibsegment), die Entodermleisten des hinteren Keimes zeigend.

Fig. 130—133. W. Oc. 2, Obj. 4. Embryo ziemlich entsprechend Fig. XXVIII.
130 a. Mitte des Mittelkiefersegmentes.
130 b. Hintere Grenze des Mittelkiefersegmentes.
131. 3. Brustsegment.
132. 3. Hinterleibsegment. Vorderer Abschnitt. (Es ist theilweis die Vorderwand der Stigmentaschen getroffen.)
133. W. v.; Mitte. Vordere Genitalanlage.
134. W. Oc. 2, Obj. 5. Nur sehr wenig älter als Embryo der Fig. 130—133. Aus dem 5. Hinterleibsegment; vordere Genitalanlage.
135—145. V. w. v. Embryo etwa entsprechend Fig. XXX.
135. Vorderkiefersegment. 4. Ganglienanlage.
136. 1. Brustsegment (hintere Grenze); 7. Ganglienanlage. Vorderes Ende der 1. Stigmentasche getroffen.
137. 2. Brustsegment; 8. Ganglienanlage. Vorderes Ende der 2. Stigmentasche getroffen.
138. 3. Brustsegment (hintere Grenze); 9. Ganglienanlage. Beinanlage tangirt und Tasche vom 1. Hinterleibstigma getroffen.

Tafel 11 (Tab. XXIII).

Fig. 139. 1. Hinterleibsegment (Mitte); 10. Ganglienanlage.
140. 3. Hinterleibsegment. 12. Ganglienanlage. Vordere Genitalanlage.
141. 6. Hinterleibsegment. 15. Ganglienanlage. Tasche vom 6. Hinterleibstigma hinten getroffen.
142. 8. Hinterleibsegment. 17. Ganglienanlage. 8. (letztes) Hinterleibstigma.
143. 9. Hinterleibsegment. 18. Ganglienanlage.
144. 11. Hinterleibsegment. 20. Ganglienanlage. Malpighische Gefässe.
145. W. Oc. 2, Obj. 5. Aelterer Embryo (= Fig. XXXV) 4. Hinterleibsegment mit vorderer Genitalanlage, die bereits hierher gewandert ist.
146—147. V. w. v. Embryo = Fig. XXXVII.
146. 2. Hinterleibsegment.
147. 5. Hinterleibsegment; in dem bereits alle Genitalanlagen vereinigt sind.
148—149. W. Oc. 2, Obj. 4. Embryo = Fig. XXXIX.
148. 2. Hinterleibsegment. Hinter dem 2. Abdominalstigmenpaar.
149. 5. Hinterleibsegment. Vordere Genitalanlage getroffen.
Fig. 150—151. Querschnitte. W. Oc. 2, Obj. 5. Zur Serie 135—145 gehörend.
Fig. 150. Gehirn- und Antennensegment. (Die Ganglienanlage — Nr. 2 — gehört zum Antennen-, der Seitenrand zum Gehirnsegment.) Die Antennenanlage folgt einige Schnitte weiter hinten.
Fig. 151. Vorkiefer- und Antennensegment. (Die Ganglienanlage — Nr. 3 — gehört zum Vorkiefer-, der Seitenrand mit Extremitäten — Antennenanlage — zum Antennensegment.)
Fig. 152. V. w. v. Querschnitt. Zur Serie der Fig. 145 gehörend. Aus dem Kopfabschnitt. Coelomsäckchen des Antennensegmentes reicht auf einer Seite tief in die Antenne hinein. Hintere Wand des Vorderdarms gestreift.

Tafel 12 (Tab. XXIV).

Fig. 153—163. Querschnitte.

153—155. V. w. v. Embryo ein wenig älter als der von Fig. XXXV.

153 u. 154. Aus dem Kopf. 154 liegt etwas hinter 153; es ist in jenem die Schlundwand noch hinten tangirt.

155. Aus dem hinteren Abschnitt des 1. Brustsegmentes.

156—157. W. Oc. 2, Obj. 5. Zur Serie der Fig. 148—149 gehörend. — Aus dem Kopfabschnitt.

156 aus der Antennen-, 157 aus der Mandibelgegend, in 157 ist das hinterste Ende des Vorderdarms angeschnitten.

158. V. w. v. Embryo zwischen Fig. IXL u. XL stehend. Aus der Mandibelgegend.

159. V. w. v. Embryo = Fig. XLII. Aus dem Kopfabschnitt (Gegend der 2. Maxille).

160. V. w. v. Ganz junge Larve nur wenig älter als der Embryo der Fig. XLIII. Aus dem Kopfabschnitt.

161. V. w. v. Aeltere Larve (ziemlich dicht vor der Verpuppung). Theil eines Querschnittes aus dem Kopfabschnitt.

162. V. w. v. Puppe. Theil eines Querschnittes aus dem Kopfe. Die mir räthselhaften Gebilde („Ganglia allata“) scheinen medialwärts kleinkernig zu werden.

163. V. W. Oc. 2, Obj. 5. Embryo = Fig. XLIV. Schnitt durch den Rücken aus dem 2. Hinterleibsegment.

Fig. 164. V. w. v. Ganz junge Larve (im Alter der Larve der Fig. 160, 168—171. Paramedianschnitt (etwa in der Mitte zwischen Geschlechtsorganen und Herz) durch den Rücken vom 1—4. Hinterleibsegment reichend.

Tafel 13 (Tab. XXV).

Fig. 165. W. Oc. 2, Obj. 5. Vorderende eines medianen Sagittalschnittes durch einen Embryo, welcher etwa Fig. XXX entspricht. Anlage des Ganglion frontale.

Fig. 166 a u. b. W. Oc. 2, Obj. 4. a vorderes, b hinteres Ende eines annähernd median verlaufenden Sagittalschnittes durch einen Embryo, welcher etwa Fig. IXL entspricht.

In 166 b ist die Bauchganglienkette seitlich gestreift.

In 166 a hat sich das splanchnische Mesoderm in Folge der künstlichen Behandlung etwas vom Enddarm abgehoben. Das Oberschlundganglion ist seitlich gestreift.

Fig. 167. V. w. v. Sagittaler Medianschnitt durch einen reifen, dicht vor dem Ausschlüpfen stehenden Embryo, etwa = Fig. XLIII. Die Rückenwand hat sich beim Einlacken vom Embryo losgetrennt. Die Kerne der Dotterzellen sind stark im Zerfall begriffen.

Fig. 168—172. Querschnitte aus einer ganz jungen Larve (vgl. Fig. 160 u. 164).

168. V. W. Oc. 2, Obj. 3. Aus dem 2. Hinterleibsegment.

169. V. w. v. Aus dem 5. Hinterleibsegment.

170. V. W. Oc. 2, Obj. 5. Querschnitt durch den Rücken auf der Grenze des 3. und 4. Hinterleibsegmentes.

171. V. w. v. Querschnitt durch den Rücken aus dem 2. Hinterleibsegment (dieser Schnitt folgt nach hinten auf Fig. 168.

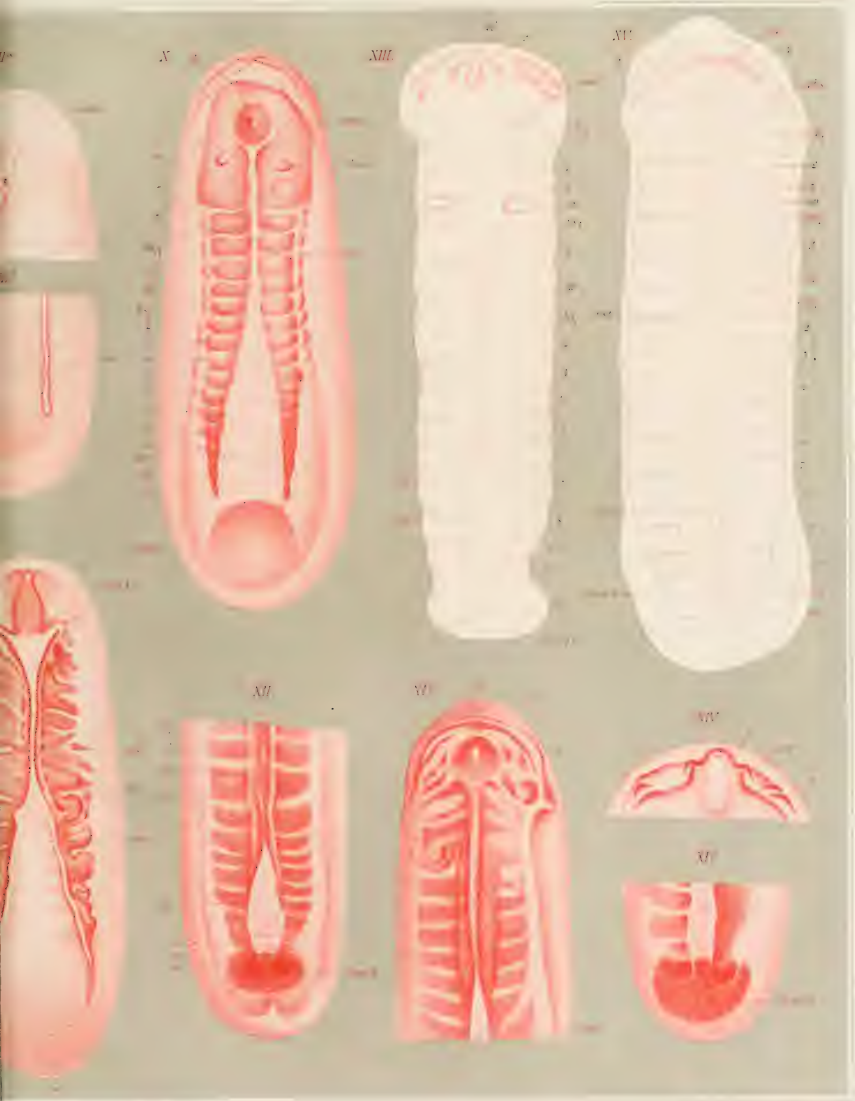
172. V. w. v. Untere Hälfte eines Querschnittes aus dem 2. Brustsegment.

Berichtigungen:

Pag.	266	Z.	7	v. o.	lies:	regenfreie (statt: sorgenfreie).
„	272	„	17	„ u.	„	Rückenseite (statt: Rückenweite).
„	274	„	9	„ o.	„	Voeltzkow (statt: Woeltzkow).
„	276	„	8	„ „	„	Körpern (statt: Körnern).
„	285	„	16	„ u.	„	des äussersten (statt: der äussersten).
„	288	„	15	„ „	„	Mitteldarmanlage (statt: Mitteldermanlage).
„	303	„	1	„ o.	„	Falten (statt: Foeten).
„	316	„	4	„ „	„	Tichomirowa (statt: Tikhonsisona).
„	316	„	16	„ u.	„	erst später (statt: er später).
„	329	„	5	„ „	„	Ein diesen (statt: Ein dieser).
„	329	„	5	„ „	„	Zerfall (statt: Verfall).
„	330	„	11	„ o.	„	das Telson (statt: der Telson).
„	331	„	16	„ „	„	die Afteranlage (statt: diese Afteranlage).
„	333	„	7	„ „	„	später noch sichtbarer (statt: später unsichtbarer).
„	334	„	3	„ „	„	derselbe (statt: dasselbe).
„	336	„	6	„ u.	„	am primären (statt: den primären).
„	337	„	12	„ o.	„	als die des (statt: als das des).
„	338	„	10	„ „	„	das Mesoderm (statt: des Mesoderm).
„	339	„	4	„ „	„	Beinanlagen (statt: Keimanlagen).
„	339	„	7	„ „	„	Ursprungstellen (statt: Vorsprungsstellen).
„	346	„	15	„ „	„	an den Brustsegementen (statt: an denen der Brustsegmente).
„	348	„	15	„ u.	„	Coleopteren (statt: Colopteren).

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY of ILLINOIS

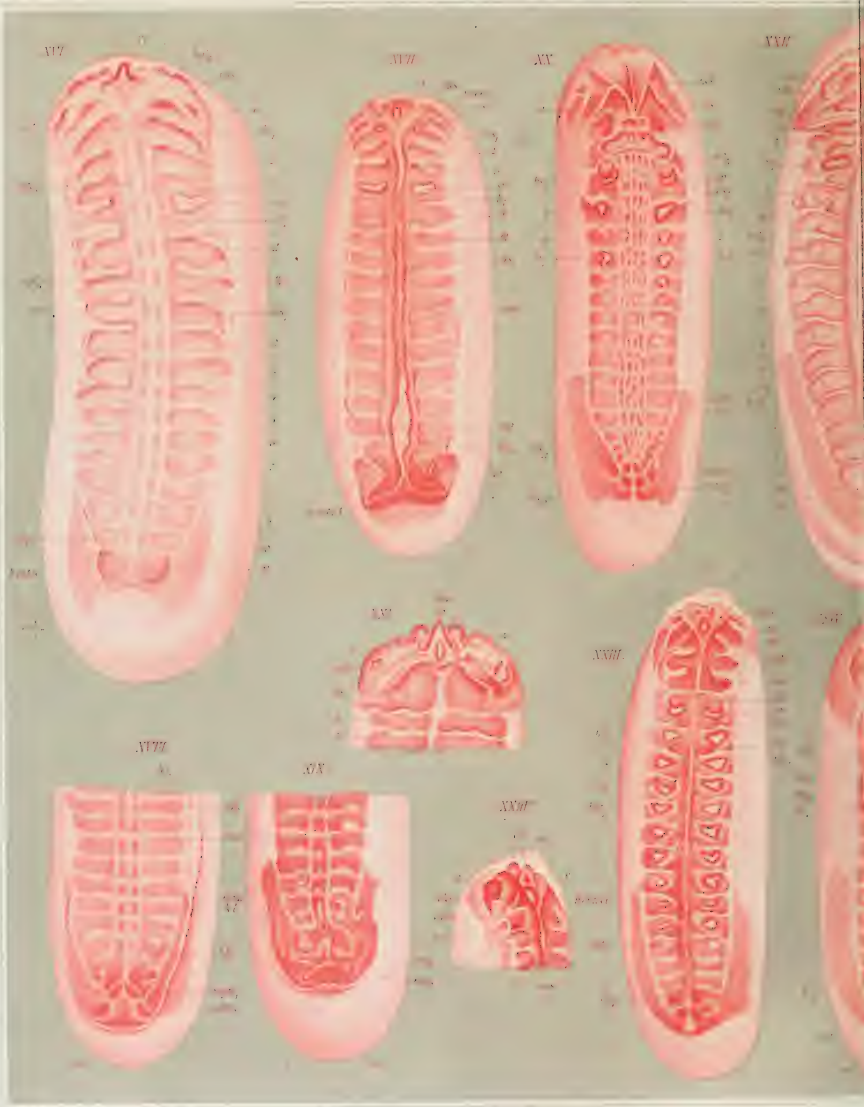
Carrière u. Bürger, Entwic



ng der Mauerbiene Taf. I

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

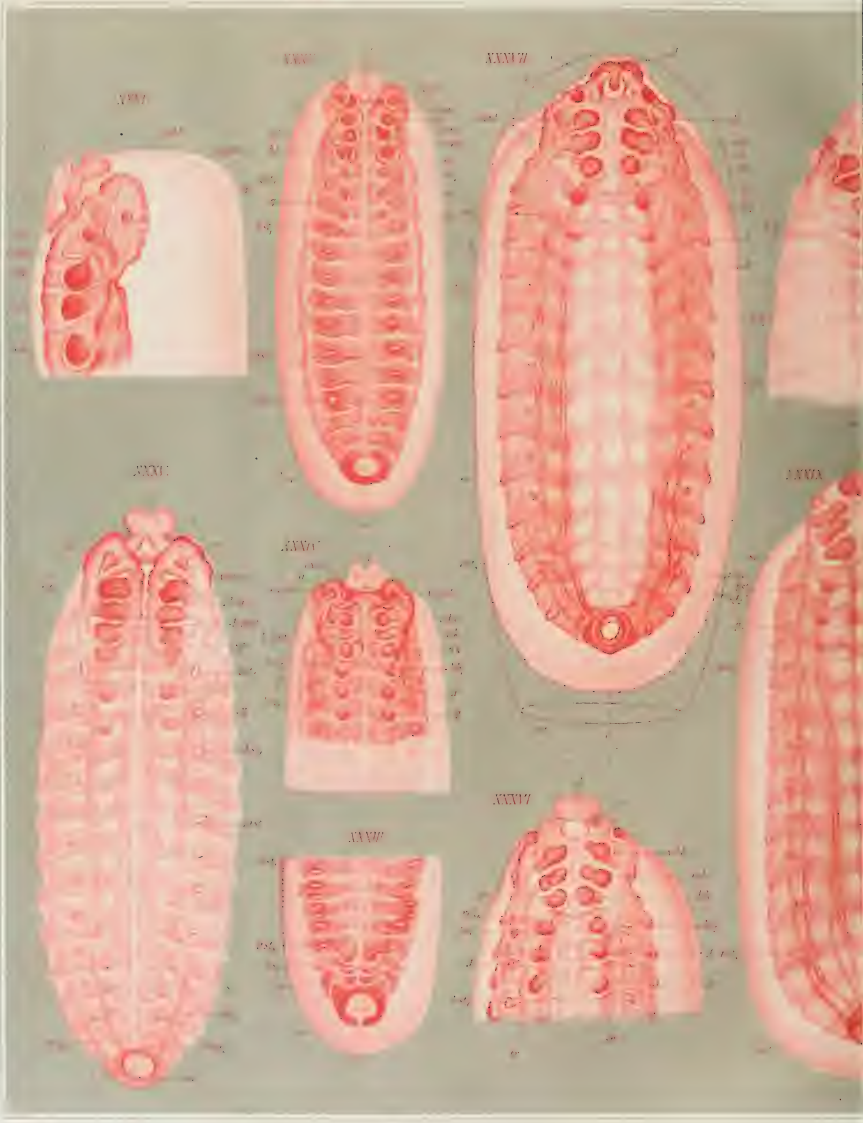
LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS



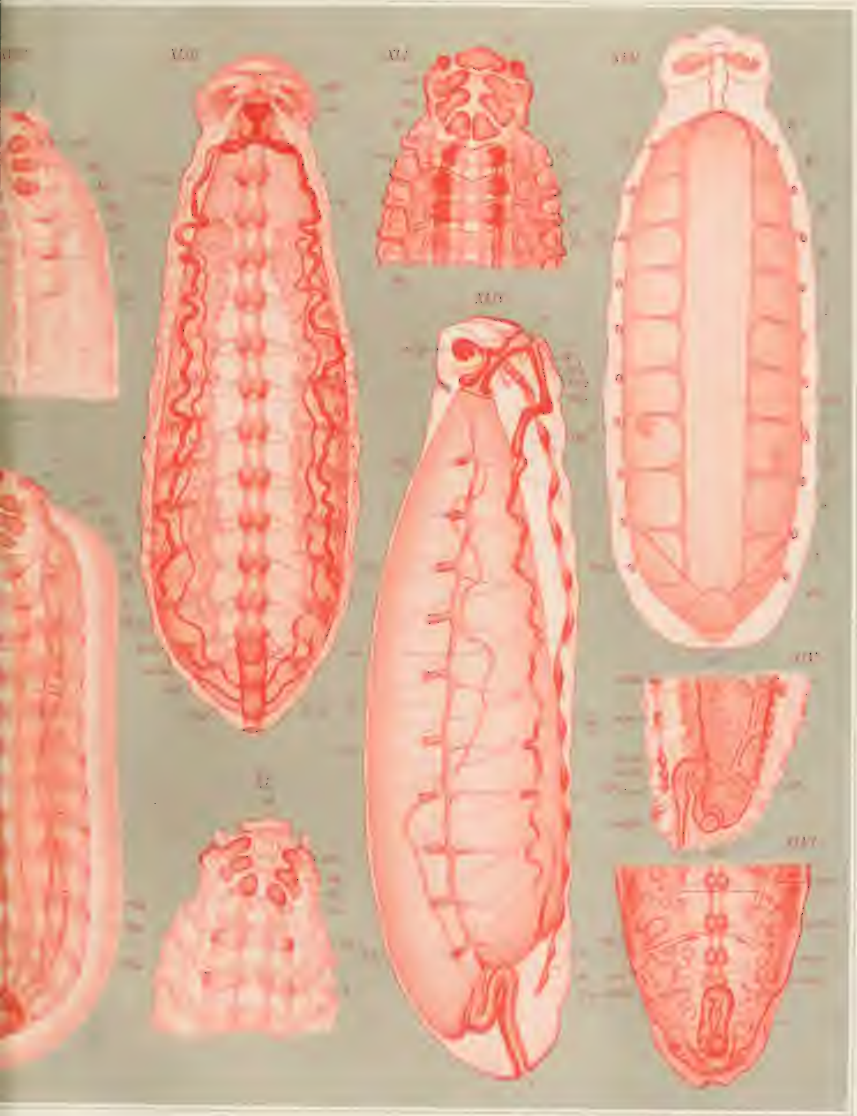
Carrière u. Bürger. Entwi

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY of ILLINOIS

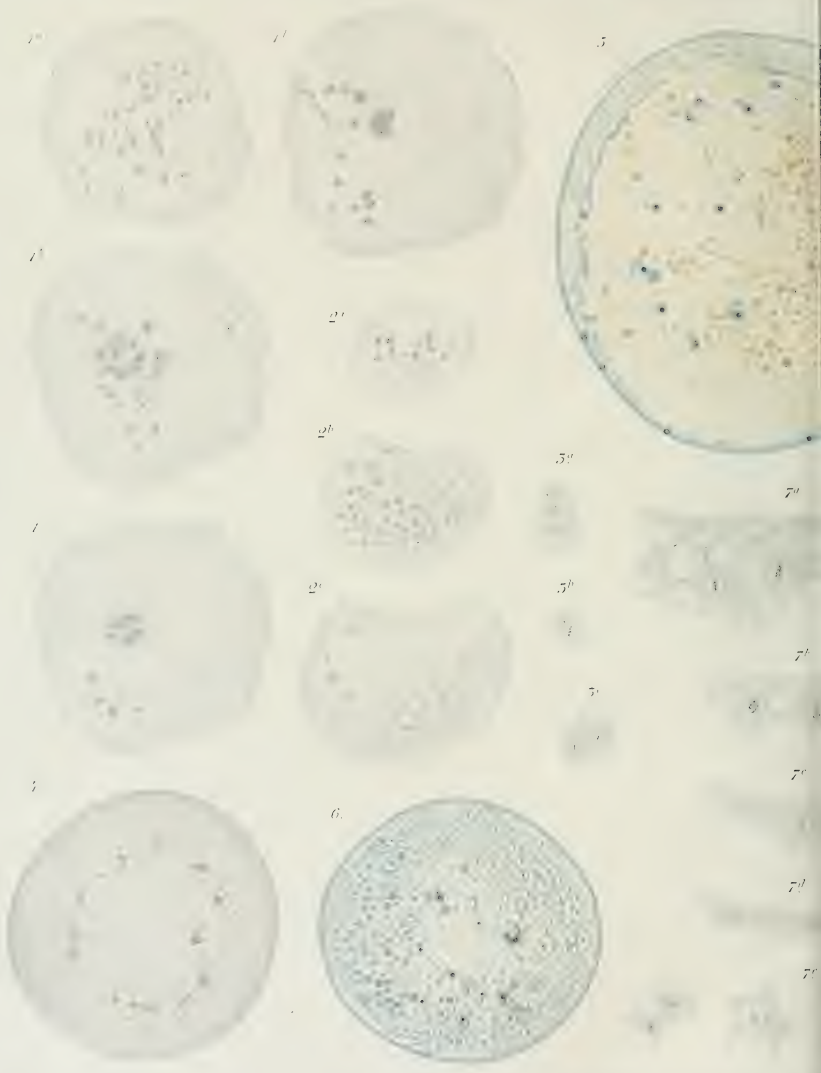


Carrière u. Bürger. Entwic



LIBR
OF THE
UNIVERSITY of ILLINOI

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY of ILLINOIS

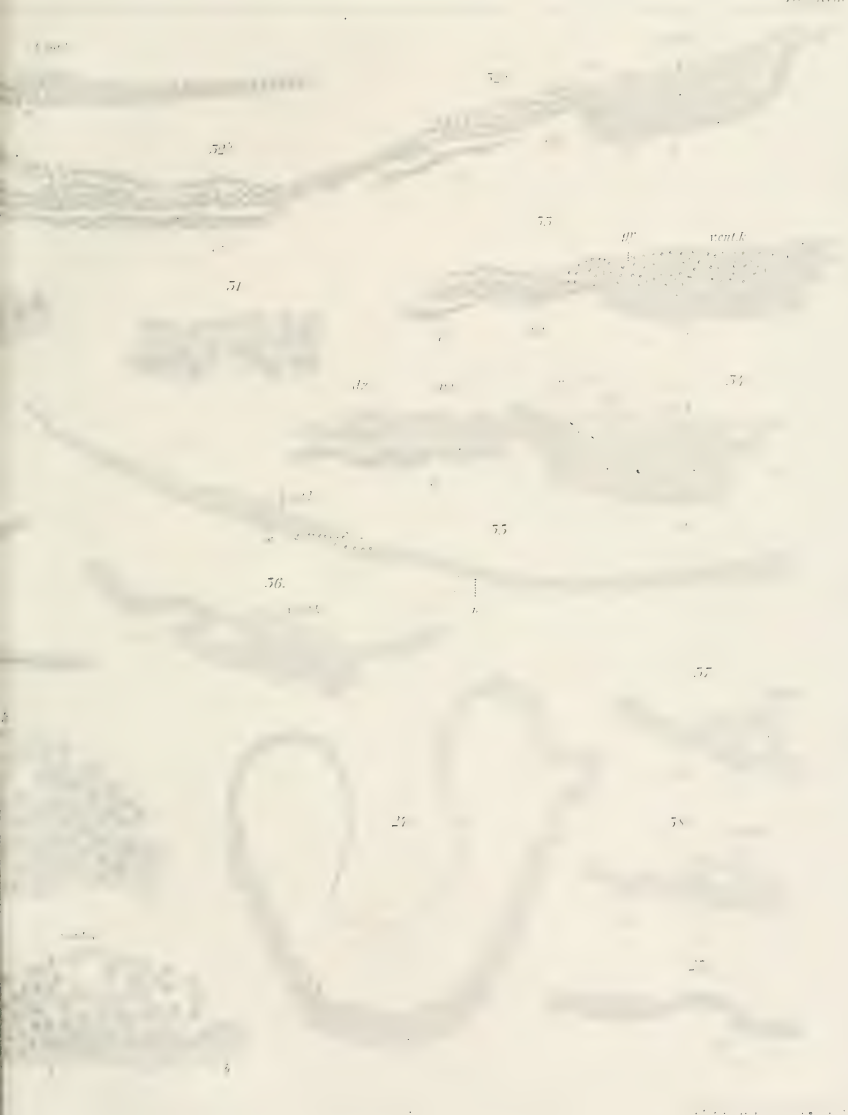


Carrière u. Bürger. Entwi

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY of ILLINOIS

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY of ILLINOIS

Carrière u. Bürger. Entwi



...ung der Maurbiene. Taf. 5.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY of ILLINOIS

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY of ILLINOI.

Carrière u Burger. Entw

ung der Mauerbiene. Taf. 6.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY of ILLINOIS

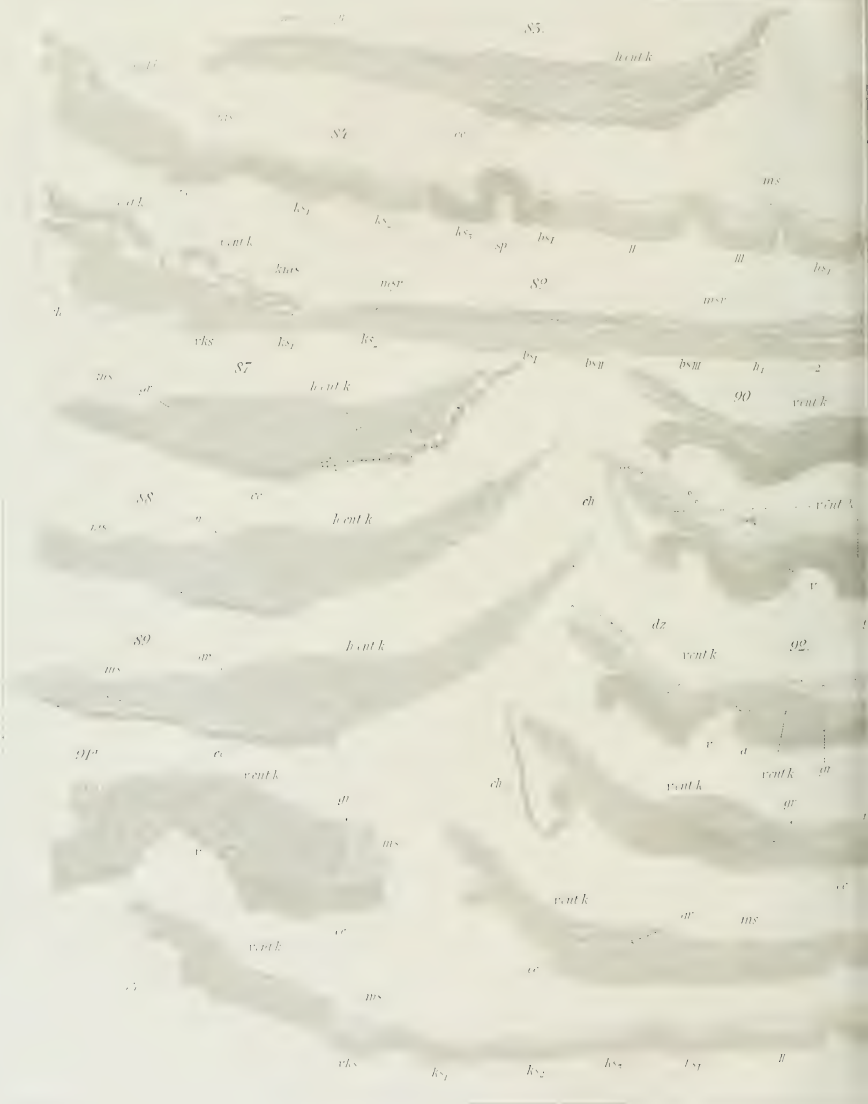
LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

Carrière u. Bürger, Entwi

ung der Mauerbiene Taf. 7.

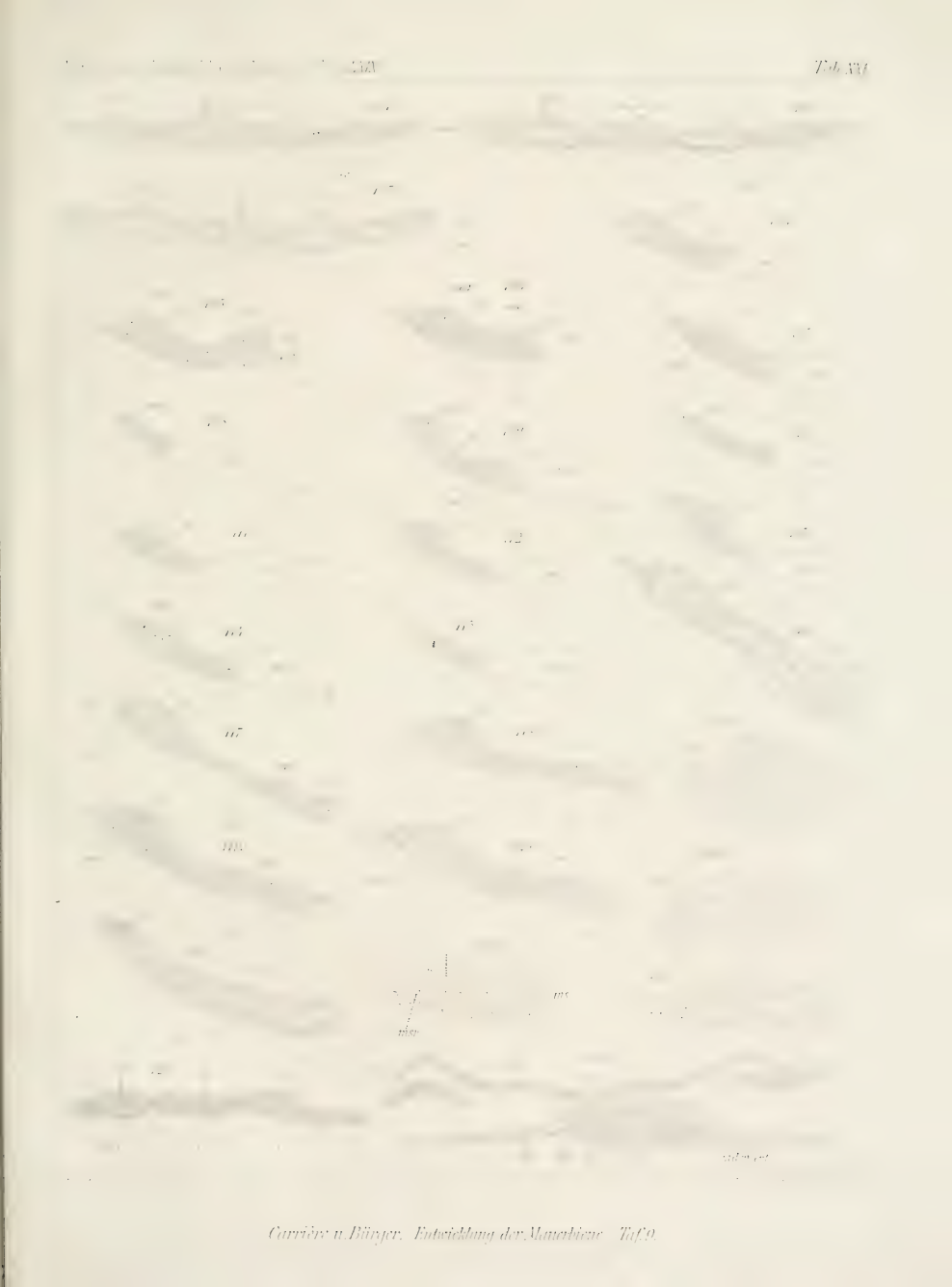
LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY of ILLINOIS

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY of ILLINOIS



Carrière u. Bürger. Entwick

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY of ILLINOIS



LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

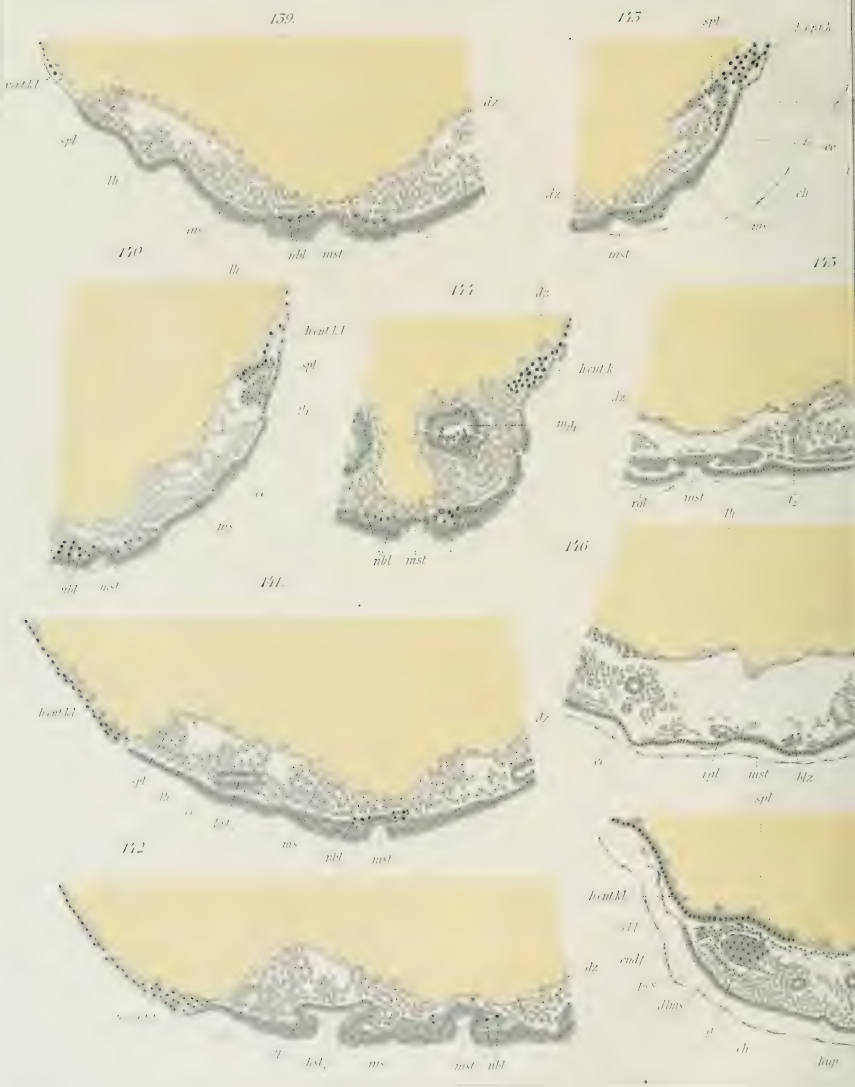
LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY of ILLINOIS

Carrière u. Bürger. Entwic

ng der Maurbiene. Taf. 10.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY of ILLINOIS

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY of ILLINOIS



Carrière u. Bürger, Entwi

152.

148

147

151.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY of ILLINOIS

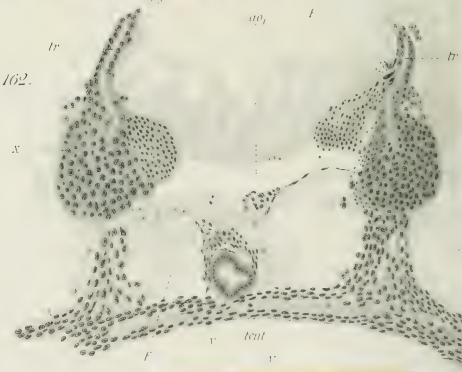
LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY of ILLINOIS

153.

154.

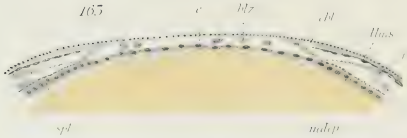
156

162.



158.

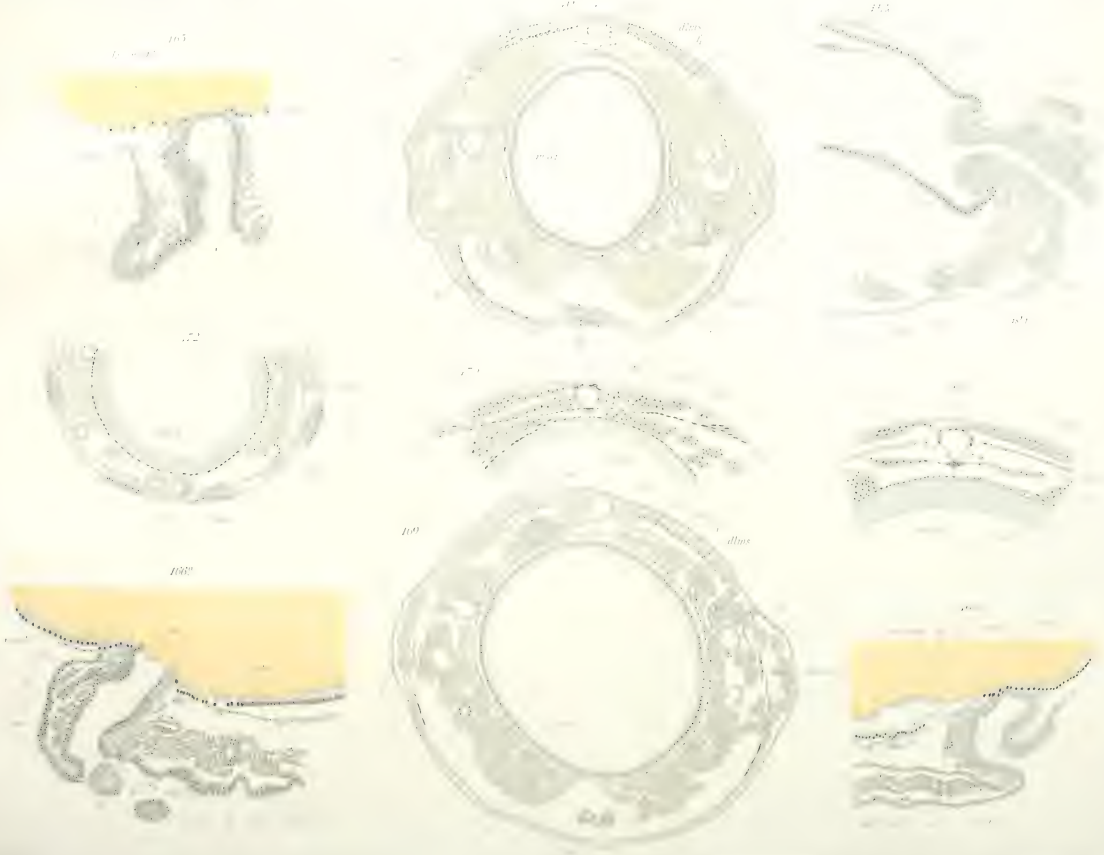
163



Carrière u. Bürger, Entwi

ung der Mauerbiene Taf. 12.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS



LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY of ILLINOIS

UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA
3 0112 072412775